

SÉRIE A N° 1290

N° D'ORDRE

2159

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

P. de BOISSEZON

1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
ET DE L'HISTOPHYSIOLOGIE DE *Culex pipiens* L.

2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 22/72 devant la Commission d'examen.

MM. DUBOSCQ

Président.

DEREIMS

GUILLERMOND

Assesseurs.

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1930



Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A N° 1290

N° D'ORDRE

2159

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

P. de BOISSEZON

-
- 1^{re} THÈSE. — CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE
ET DE L'HISTOPHYSIOLOGIE DE *Culex pipiens* L.
2^{me} THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.
-

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. DUBOSQ

Président.

DEREIMS

GUILLERMOND

Assesseurs.

PARIS

ÉDITION DES ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

LIBRAIRIE H. LE SOUDIER

174, Boulevard Saint-Germain, 174

1930

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS



MM.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyens honoraires..... P. APPELL, M. MOLLIARD.

Professeurs ho
ires. {
A. JOANNIS.
H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
E. HÉROUARD.



EMILE PICARD	Analyse supérieure et algèbre supérieure.
G. KÖNIGS	Mécanique physique et expérimentale.
E. GOURSAT	Calcul différentiel et calcul intégral.
P. JANET	Electrotechnique générale.
F. WALLERANT	Minéralogie.
P. PAINLEVÉ	Mécanique analytique et mécanique céleste.
Gabriel BERTRAND ..	Chimie biologique.
M ^{me} P. CURIE	Physique générale et radioactivité.
M. CAULLERY	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
G. URBAIN	Chimie générale.
Emile BOREL	Calcul des probabilités et Physique mathém.
L. MARCHIS	Aviation.
Jean PERRIN	Chimie physique.
Rémy PERRIER	Zoologie (Enseignement P. C. N.).
H. ABRAHAM	Physique.
M. MOLLIARD	Physiologie végétale.
E. CARTAN	Géométrie supérieure.
L. LAPICQUE	Physiologie générale.
E. VESSIOT	Théorie des fonctions et théorie des transformations.
A. COTTON	Physique générale.
J. DRACH	Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY	Physique.
Charles PÉREZ	Zoologie.
Léon BERTRAND	Géologie structurale et géologie appliquée.
R. LESPIEAU	Théories chimiques.
E. RABAUD	Biologie expérimentale.
P. PORTIER	Physiologie comparée.
E. BLAISE	Chimie organique.
P.-A. DANGEARD	Botanique.
Paul MONTEL	Mécanique rationnelle.
P. WINTREBERT	Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSCQ	Biologie maritime.
G. JULIA	Mathématiques générales.
A. MAILHE	Etude des combustibles.
L. LUTAUD	Géographie physique et géologie dynamique.
Eugène BLOCH	Physique théorique et physique céleste.
Henri VILLAT	Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB	Géologie.
P. PASCAL	Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN	Théories physiques.
AUGER	Chimie appliquée.
E. ESCLANGON	Astronomie.
E. PÉCHARD	Chimie (Enseign ^t P.C.N.).
M. GUICHARD	Chimie minérale
A. GUILLET.	Physique
G. MAUGUIN.	Minéralogie.
L. BLARINGHEM.	Botanique.
A. MICHEL-LÉVY.	Pétrographie.
A. DEREIMS	Géologie.
A. DENJOY	Calcul différentiel et intégral.
H. BÉNARD	Physique (P. C. N.).
E. DARMOIS	Physique.
G. BRUHAT	Physique.
H. MOUTON	Chimie physique
L. JOLEAUD	Paléontologie.
M. JAVILLIER	Chimie biologique.
A. DUFOUR	Physique (P. C. N.).
F. PICARD	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
ROBERT-LÉVY	Zoologie.
L. DUNOYER	Optique appliquée.
A. GUILLIERMOND ..	Botanique (P. C. N.).
A. DEBIERNE	Radioactivité.
M. FRÉCHET	Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.

Secrétaire..... A. PACAUD.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o. — GÉOLOGIE : La Montagne Noire.

2^o. — BOTANIQUE : Structure des Cyanophycées.

Vu et approuvé :

Paris, le 28 Avril 1930

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,
C. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR DE L'ACADÉMIE DE PARIS,
S. CHARLÉTY.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA BIOLOGIE ET DE L'HISTOPHYSIOLOGIE DE CULEX PIPIENS L.

PAR
P. DE BOISSEZON

SOMMAIRE

	Pages
INTRODUCTION	282
CHAPITRE PREMIER. <i>Elevage et biologie des Culicides</i>	283
Elevage des larves (p. 283). La métamorphose (p. 289). Elevage des adultes (p. 289). La reproduction (p. 293). L'hibernation (p. 299).	
CHAPITRE II. <i>Le tube digestif et la digestion chez la larve de Culex pipiens L.</i>	307
Techniques employées (p. 307). Description générale (p. 308). Etude histophysiologique de la digestion; I, dans l'œsophage (p. 309); II, dans l'intestin moyen (p. 309); III, dans l'intestin postérieur (p. 328). Physiologie de la digestion (p. 333).	
CHAPITRE III. <i>L'appareil digestif et la digestion chez Culex pipiens L. adulte</i>	339
Historique et technique (p. 339). Description générale (p. 342). Etude histophysiologique de la digestion; I, dans l'intestin antérieur (p. 342); II, dans l'intestin moyen (p. 346); III, dans l'intestin postérieur (p. 358). Physiologie de la digestion (p. 360).	
CHAPITRE IV. <i>La digestion du sang</i>	368
I, La digestion du sang chez quelques animaux hématophages (p. 368); II, la digestion du sang dans l'intestin moyen de <i>Culex pipiens L.</i> (p. 371); III, la digestion du sang dans l'intestin postérieur et le rectum (p. 382); IV, étude des déchets de la digestion (p. 382).	
CHAPITRE V. <i>Le tissu adipeux ou corps gras</i>	386
Généralités (p. 386). Etude histophysiologique; I, le tissu adipeux chez la larve (p. 388); II, étude du corps gras au cours de la métamorphose (p. 391); III, étude du tissu adipeux chez l'adulte; IV, les amibocytes (p. 396); V, les cellules péricardiques (p. 397); VI, physiologie du corps gras (p. 398).	
CHAPITRE VI. <i>Etude de quelques parasites de Culex pipiens L. adulte</i>	406
Flagellés (p. 406, <i>Turchiniella culicis</i> (p. 407; tumeur mycélienne chez <i>Culex pipiens L.</i> (p. 410).	
CONCLUSIONS	416
Ouvrages cités	420
Explication des planches	430

INTRODUCTION

De nombreux travaux ont été faits sur les Moustiques surtout depuis la découverte de leur rôle dans la transmission de diverses maladies contagieuses. Ces études ont eu spécialement pour but la recherche des parasites et leur cycle de développement dans le corps des Culicidés. Grâce à ces travaux de nombreuses découvertes ont été faites sur la biologie de ces Diptères, leur anatomie et l'histologie de leurs différents organes. Aussi le champ des recherches originales restant à faire s'est-il singulièrement restreint. Il nous a semblé toutefois que certaines questions n'avaient pas été complètement épuisées. Parmi elles se trouvent d'abord l'histophysiologie de la digestion qui comporte des phénomènes très variés. On peut, en effet, étudier la digestion chez la larve qui mange sans arrêt et qui peut absorber des aliments les plus divers ; on peut étudier chez l'adulte la digestion des jus sucrés, nourriture habituelle du mâle, et celle du sang chez la femelle qui d'ailleurs se nourrit parfois aussi de substances végétales. La reproduction, la nutrition, l'excrétion et le parasitisme présentent aussi de nombreux sujets d'étude particulièrement intéressants.

Ce sont ces questions qui ont fait l'objet de ce mémoire. Au début de nos travaux nous recherchions soit les larves dans leur gîte, soit les adultes dans les maisons ou à la campagne. Nous avons ainsi utilisé diverses variétés de Culicidés, de nombreux *Theobaldia annulata* S. capturés à Agde (Hérault) et quelques *Anopheles plumbeus* H. S. capturés à Villenouvelle (Haute-Garonne). Nous nous sommes rapidement rendu compte qu'il était indispensable de travailler toujours sur les mêmes Insectes et qu'il fallait posséder un matériel abondant. Aussi avons-nous organisé des élevages de *Culex pipiens* L. Grâce à cette organisation, nous avons pu avoir des Insectes à notre disposition toute l'année. De plus, notre élevage nous a permis d'observer la biologie de l'Insecte en captivité. Nous exposerons nos observations sur ce sujet au début de notre étude.

Nous tenons à remercier ici le professeur J. TURCHINI de Montpellier qui nous a donné le sujet de notre travail et nous a aidé de ses précieux conseils. Toute notre gratitude va enfin à M. le professeur O. DUBOSCQ, qui a bien voulu nous faire le très grand honneur d'accepter la présidence de cette thèse et que nous remercions très respectueusement.

CHAPITRE PREMIER

ÉLEVAGE ET BIOLOGIE DE CULEX PIFIENS L.

Nous n'avons pas l'intention de faire ici un exposé d'ensemble de la biologie de cet Insecte qui est depuis fort longtemps bien connue. Nous voulons simplement signaler les observations que nous avons faites dans notre pratique de l'élevage des Moustiques et les conclusions que nous en avons tirées, qui diffèrent parfois un peu de celles qui sont généralement admises sur la question.

L'Élevage des larves

LES CARACTÈRES CHIMIQUES DE L'EAU

Les larves s'élèvent très facilement dans l'eau d'un cristalliseur. Les caractères chimiques de l'eau utilisée ne paraissent pas au premier abord avoir une très grande importance. Cependant divers auteurs étudiant la biologie des Anophèles ont constaté l'influence des variations de l'acidité ionique de l'eau sur le développement des larves. SMORDINZEW, SENBENZOW et ADOWA (1928) ont abordé cette question. DEMINA et NICOLSKY (1928), GOUTCHAROW (1928) ont étudié l'influence de la teneur en calcium.

SMORODINZEW, SENBENZOW et ADOWA ont constaté que les eaux acides des territoires à *Sphagnum* pauvres en calcium, riches en fer, sont peu favorables aux larves d'Anophèles. Les larves meurent en deux ou trois jours dans les récipients à *Sphagnum*, lorsque l'acidité arrive au-dessous de pH5.

Au point de vue de l'influence de la teneur de l'eau en calcium DEMINA et NICOLSKY ont observé que les Anophèles ne pondent pas dans les eaux à *Sphagnum* pauvres en oxygène et à oxydabilité forte. Les larves déposées accidentellement dans ce milieu meurent tout de suite. Enfin GOUTCHAROW, étudiant la nutrition des larves d'*Anopheles maculipennis* dans des conditions artificielles, a observé que la faible teneur en calcium des eaux est défavorable à la vitalité des larves. Cet effet défavorable, croit-il, peut être compensé par la richesse alimentaire.

Nous avons, de notre côté, élevé des larves de *Culex pipiens* L. dans une eau acide provenant d'un gîte à *Sphagnum* trouvé dans les sables siliceux dans la forêt de Bouconne (Haute-Garonne). La teneur en

calcium de cette eau était extrêmement faible (0 gr. 009 de CaO par litre) les larves s'y sont parfaitement développées. Les résultats de l'élevage ont été normaux aussi bien avec une nourriture de pulpe de pomme qu'avec une nourriture protéique et comparables à ceux que l'on obtient avec une eau fortement chargée en calcium (0 gr. 074 de CaO par litre). Il apparaît donc que l'acidité de l'eau et la faible teneur en calcium n'ont pas une action empêchante sur le développement des larves de *Culex pipiens* L., si par ailleurs les autres conditions de l'élevage et surtout d'alimentation sont convenables.

La teneur des eaux d'élevage en chlorure de sodium nous a paru avoir beaucoup plus d'importance. Nous avons pendant longtemps utilisé pour nos travaux des larves capturées dans un puisard souillé par les eaux d'égout et où les larves se reproduisaient abondamment dans une eau contenant une proportion de chlorure de sodium de 0 gr. 475 par litre. Cette teneur en chlorure de sodium ne nuisait nullement à l'évolution larvaire. Ce fait n'a rien qui puisse étonner. On sait, en effet, que les larves de nombreuses espèces de Moustiques peuvent vivre et se développer dans des eaux contenant des taux extrêmement élevés de chlorure de sodium : 19 à 20 grammes par litre. On en observe même, paraît-il, qui se développent dans l'eau de mer laissée dans des creux de rocher et contenant 30 grammes de chlorure de sodium par litre. On sait que les larves de *Culex* peuvent pulluler dans les fosses d'aisance dont les eaux sont toujours fortement chargées en chlorure de sodium par les urines. Enfin, nous avons constaté nous-même la présence de larves dans des mares saumâtres avoisinant les étangs salés du Bas-Languedoc. Nous avons essayé de voir si les larves provenant d'élevages pourraient vivre en milieu fortement chloruré. Il résulte de nos expériences que les larves que nous étudions meurent après trois ou quatre jours dans l'eau physiologique (chlorure de sodium : 9 grammes pour mille d'eau distillée). Avec une eau chlorurée à 4 grammes pour mille, la survie est plus considérable, mais on a une certaine mortalité. Les larves paraissent se développer très bien dans une solution de sel marin à 2 grammes pour mille.

En somme, une petite quantité de chlorure de sodium n'est pas nuisible au développement des larves; une forte quantité peut être mortelle. La divergence des résultats de nos expériences et de l'observation de la vie des larves dans la nature s'explique vraisemblablement par le fait que certaines races sont susceptibles de s'adapter progressivement à des milieux de plus en plus chlorurés.

Nous avons constaté que l'on peut faire vivre des larves pendant plusieurs jours dans une eau fortement chargée de sels de fer par une nourriture imprégnée de cette substance sans observer le moindre trouble dans la vie des Insectes. Tandis que les larves d'Anophèles aiment les eaux claires libres et courantes, les larves de *Culex pipiens* L. peuvent parfaitement s'élever dans une eau polluée et contenant des substances albuminoïdes en putréfaction.

LA TEMPÉRATURE

La température joue un rôle de première importance sur la durée de l'évolution larvaire. Ayant observé qu'à 15° C la larve se développe en 45 jours, nous avons cherché à établir par quelques expériences l'influence de la température sur la durée de l'évolution larvaire.

Le développement larvaire se fait avec le maximum de rapidité pendant la saison chaude. La température moyenne de l'eau des bacs d'élevage a été en juillet de 25° C correspondant à une évolution larvaire de 10 jours.

A l'heure où nous terminons ce travail, nous lisons une communication de ROUBAUD (1930) qui signale qu'une température constante de 25° à 28° nuit au développement des larves. Elles grandissent, arrivent au quatrième stade, mais ne peuvent effectuer leur métamorphose et subissent une grande mortalité. Il attribue ces faits à un phénomène de diapause causé par la chaleur. Le développement des larves reprend en effet et la métamorphose se produit si on met les larves à 15°. Nous avons vérifié le fait au moyen d'un élevage organisé dans un bain-marie réglé à 26° et avons fait les mêmes constatations.

Les résultats de ces expériences paraissent être en opposition avec la rapidité du développement à 25° obtenu au mois de juillet. En réalité une étude des températures prises pendant ce mois, dans les bacs d'élevage montre que la température de 25° est une moyenne. Une seule fois l'eau a atteint le maximum de 29°, une fois 28°, une fois 27°, le reste du temps elle s'est maintenue entre 21° et 24°. Les températures étaient observées à 11 heures, on ne tenait donc pas compte du refroidissement nocturne. Nos observations du mois d'août, nous ont montré que l'évolution larvaire a été aussi rapide qu'en juillet avec un seul maximum à 25°, deux fois 24°, les autres températures observées variant entre 17° et 22°. La température moyenne étant de 22°.

Une température constante de 25° et au-dessus est donc trop élevée pour permettre l'évolution larvaire ; il existe pour le développement des

larves une température optimum entre 22° à 24°. Nous avons constaté, en outre, qu'à 34° les larves meurent très rapidement. Nous allons voir maintenant que le froid empêche lui aussi le développement des larves et peut même les détruire.

Nous avons fait des expériences à la glacière entre 8° et 10°. Dans une première série d'expériences, les larves nourries de pulpe de bananes ont eu une très forte mortalité qui a décimé complètement l'élevage. Après un mois à la glacière toutes les larves étaient mortes. Une expérience analogue faite dans le même temps, les larves étant nourries de substances albuminoïdes, a donné des résultats semblables : quelques larves ont vécu un peu plus d'un mois, mais sont mortes sans arriver à faire leur métamorphose. Nous avons refait ces mêmes expériences pour les vérifier et avons obtenu les faits suivants : entre 9° et 10° C les larves nourries de substances albuminoïdes (jaune d'œuf cuit) se sont développées, malgré une forte mortalité pendant le premier mois. L'évolution larvaire a duré deux mois. Les larves qui ont résisté, mises à la température de 15°, se sont transformées en pupes. Nous avons constaté de plus que la vie des larves à 5° est possible, mais les larves sont immobiles, engourdies et ne se développent pas.

En somme, on peut conclure que la vie larvaire est très fortement influencée par la température puisque sa durée peut varier très fortement : elle est, en effet, deux mois entre 8° et 10°, quarante-cinq jours à 16° et dix jours de 22° à 25°. Au-dessus de ce maximum et au-dessous du minimum de température de 5°, l'évolution larvaire devient impossible. Les larves restent immobiles et paraissent mortes. En réalité, elles ne sont qu'engourdies et elles reprennent leurs mouvements quand on les place à 15°. Si la chaleur ou le froid persiste, on observe une grande mortalité.

LA NOURRITURE

Cette question est de première importance dans l'élevage des larves. La qualité de la nourriture et l'abondance ou la disette ont une action très marquée sur l'évolution larvaire. Il faut fournir aux larves des élevages une assez grande quantité d'aliments, car elles sont d'une extrême voracité et mangent sans cesse. Elles sont indifférentes au point de vue de la qualité de la nourriture : on peut les élever aussi bien avec un régime végétarien ou carné. Nous avons donné à nos élevages comme produits végétaux de la pulpe de fruits (pommes, bananes, raisins); comme substances protéiques du jaune d'œuf, de l'albumine d'œuf,

du caillot sanguin, ces dernières substances étaient cuites et finement divisées, mais il faut ajouter que les résultats obtenus avec ces diverses nourritures sont différents.

A ce sujet, nous avons effectué des expériences pour essayer de déterminer l'influence de la qualité de la nourriture sur la durée de la vie larvaire. Nous avons comparé la durée du développement dans deux groupes de larves : le premier lot nourri de jaune d'œuf cuit et le deuxième de pulpe de bananes. Dans le premier cas, la durée de la vie larvaire a été de 8 à 9 jours, dans le deuxième cas de 12 à 15 jours. La température dans toute la durée de l'expérience s'est maintenue en moyenne à 25° C. On peut donc conclure qu'à température égale les larves nourries de produits végétaux (pulpe de bananes) contenant surtout des hydrates de carbone ont une évolution larvaire plus longue que celles qui sont

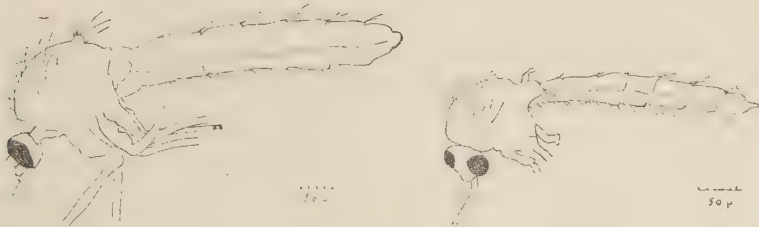


FIG. 1. Deux *Culex pipiens* L. (variété *nigrifellus*) dessinés à la chambre claire au même grossissement. Le *Culex* le plus gros provient d'un élevage de larves nourries de jaune d'œuf cuit. Le *Culex* le plus petit provient d'un élevage de larves nourries de pulpe de pommes depuis plusieurs générations.

nourries de protéines (jaune d'œuf cuit). Dans une deuxième série d'expériences du même genre, nous avons vérifié de nouveau ces résultats. Dans ce cas, comme dans le premier, nous avons constaté que dans les élevages nourris de substances protéiques, les larves évoluent plus vite et rigoureusement dans le même temps, toutes les pupes apparaissant ensemble le même jour. Au contraire, si les larves sont nourries de végétaux, on constate que la transformation des larves en pupes est plus tardive et se fait irrégulièrement pendant une durée de 3 à 4 jours. Nous avons constaté de plus, que la qualité de la nourriture influe sur la quantité des réserves accumulées. Les larves nourries de protéines paraissent beaucoup plus grasses et plus épaisses que celles qui ont été nourries d'hydrate de carbone, qui sont beaucoup plus grêles. Nous avons constaté également que la qualité de la nourriture donnée aux larves influe fortement sur la taille des adultes, nos élevages de larves nourries de substances protéiques en quantité abondante, donnent des adultes

d'une taille très supérieure à ceux qui sont fournis par des élevages nourris de pulpe de fruits pendant plusieurs générations. Nous avons observé, dans la taille des adultes des différences considérables dont la figure 1 donnera une idée.

LA LUMIÈRE

Divers auteurs ont signalé à propos des Anophèles, qu'il est utile de faire l'élevage en plein jour et même dans un bocal situé devant une fenêtre afin que l'action bactéricide du soleil puisse s'exercer et que la pullulation des bactéries ne nuise pas au développement des larves. Nos observations nous ont montré qu'un abondant développement de micro-organismes peut nuire également au développement des larves de *Culex* et causer une certaine mortalité, mais si on change l'eau du cristallisoir de temps à autre les larves se développent admirablement dans un liquide contenant des substances albuminoïdes en putréfaction. Par ailleurs, nous avons constaté que les larves se développent fort bien dans des puisards obscurs et ne voyant jamais le jour. Partant de cette idée, nos élevages de larves ont généralement été faits à l'obscurité, dans un placard. Nous avons, en effet, remarqué chez la larve un phototropisme négatif très net qu'il est facile de démontrer expérimentalement en se servant d'un large cristallisoir de 0 m. 30 de diamètre contenant un élevage de larves. Si on place ce bac à gauche d'une fenêtre de telle sorte que le bord du cristallisoir situé à gauche soit abrité de la lumière par l'ombre portée par le mur et que le bord situé à droite soit seul éclairé par des rayons directs, on voit toutes les larves se réunir du côté gauche qui est le plus obscur. Si on place le cristallisoir du côté droit de la fenêtre on voit les larves se porter petit à petit du côté non éclairé.

Nous avons cependant recherché expérimentalement si l'action de la lumière pouvait retarder ou accélérer la vie larvaire. Deux lots de larves venant de naître et provenant du même radeau d'œufs ont été placés à une température moyenne de 25° C dans deux cristallisoirs contenant de l'eau et pourvus d'une nourriture abondante (jaune d'œuf cuit pulvérisé). Un lot a été enfermé dans un placard obscur, l'autre a été placé devant une fenêtre exposé à la lumière du jour et parfois aux rayons du soleil. La durée du développement a été exactement la même pour les deux lots de larves. Si l'influence de la lumière existe, elle est minime et son action n'a rien de comparable avec celle de la température et de la nourriture qui nous paraissent être les conditions les plus importantes pouvant agir sur la durée de l'évolution larvaire.

La métamorphose

Les larves arrivées au terme de leur évolution (quatrième âge) se transforment en pupes. A ce stade l'Insecte ne se nourrit pas, il respire activement et subit une transformation complète. Nous avons étudié l'action de la température sur cette métamorphose. Entre 20° et 25° C, elle dure 3 jours. La métamorphose est plus longue par une température plus basse. Nous avons vérifié le fait à la glacière. Entre 8 et 10° la métamorphose dure 12 jours. A cette température l'éclosion elle-même dure plusieurs jours. Dans de nombreux cas, l'imago ne parvient pas à quitter complètement sa dépouille pupale et meurt à la surface de l'eau sans avoir pris son vol. Sur six pupes observées, une seule a pu quitter sa dépouille pupale, mais est morte à la surface de l'eau, deux n'ont pu arriver à se débarrasser complètement de leur enveloppe de nymphe, trois sont mortes sans éclore 12 à 13 jours après le début de la métamorphose. Par contre six autres pupes enlevées de la glacière et mises à 16° ont éclos et se sont envolées normalement. A la température normale l'imago éclos généralement la nuit et s'envole pendant la journée dès que le soleil a séché ses ailes.

Elevage des adultes

L'élevage des adultes peut se faire facilement dans les cages. Divers modèles sont employés. Certains sont en métal et ont deux parois de toile métallique et une de verre, on peut en trouver dans le commerce. Nous en avons fabriqué très facilement avec de petites caisses dont nous avons enlevé deux faces opposées, il reste quatre petites planches faisant un plafond, un plancher et deux murs verticaux, les deux faces libres sont remplacées par de la gaze apprêtée attachée avec un ruban de fil et des petits clous, une des parois verticale de bois est ouverte à la scie et garnie d'un manchon de gaze qui permet d'introduire une main dans la cage et de capturer les Moustiques au moyen d'un tube de verre sans qu'ils puissent s'enfuir. On peut aussi disposer sur une planche trois arceaux de fil de fer, les recouvrir d'une gaze souple et constituer ainsi à peu de frais une cage pliante. Les dimensions de nos cages sont en moyenne de 25 cm. × 20 cm. × 20 cm.

LA LUMIÈRE. — Elle n'est pas indispensable à la vie des adultes. Dans la nature, un grand nombre de ces Insectes font toute leur évolution dans l'obscurité vivant la vie larvaire dans des puisards obscurs, des fosses

d'aisances ou des canalisations d'égouts, se réfugiant dans des coins sombres pendant le jour et ne sortant que la nuit pour piquer. Aussi croyons-nous qu'il est plus facile de les élever en mettant les cages à l'obscurité qu'à la lumière du jour. A la lumière du jour, en effet, les *Culex* s'agitent et se fatiguent davantage, et la mortalité est plus élevée que dans les cages enfermées à l'obscurité dans un placard où l'on peut maintenir facilement une humidité suffisante et où les Insectes restent pendant de longues périodes au repos sur les parois ou accrochés au plafond de la cage. Cependant il convient de noter que les adultes ont un phototropisme positif très net. Si l'on met leur cage devant une fenêtre, ils se portent tous du côté du grillage qui fait face à la lumière.

L'ÉTAT HYGROMÉTRIQUE DE L'AIR. — Les *Culex* ont un hygrotropisme positif très net. Il suffit pour le démontrer d'enfermer quelques-uns de ces Insectes dans un tube de verre de 15 cm. de long fermé aux deux extrémités par un bouchon de coton hydrophile. On maintient l'un de ces cotons légèrement humecté d'eau. L'Insecte se tient de façon habituelle à proximité du côté humide. Aussi est-il indispensable de placer à l'intérieur des cages un cristalliseur contenant de l'eau afin que les Moustiques puissent boire et surtout pour maintenir dans l'atmosphère de la cage un certain degré d'humidité qui est un élément indispensable à la vie des Moustiques et sans laquelle ils se dessèchent et meurent rapidement. Ce fait a été établi expérimentalement par E. ROUBAUD (1923) dans ses études sur la réactivation des *Culex* hibernants à la chaleur sèche. Le danger de la déshydratation est naturellement encore plus important en été qu'en hiver.

LA NOURRITURE. — Il est nécessaire de mettre à la disposition des Insectes quelques fruits (bananes ou mieux encore des pommes). Certains auteurs conseillent de mettre dans la cage un oiseau plumé sur le dos. Ce procédé est commode pour faire absorber à l'Insecte une nourriture sanguine. Ross (1899) l'a employé en utilisant *Passer Indicus* pour étudier l'évolution d'*Hoemamaeba relictæ* ou *proteosoma* dans le corps de *Culex pipiens* L. Dans notre pratique, nous n'avons pas utilisé d'Oiseau. Comme nous le verrons par la suite, la nourriture sanguine n'est pas indispensable à la vie des *Culex*. Ils peuvent se contenter d'une nourriture végétale. Pour nos recherches sur la digestion, nous avons essayé de faire absorber à nos adultes une goutte de sang déposée sur une lame en enfermant l'Insecte dans un tube de verre court et assez large. Cette opération si on emploie

du sang frais réussit quelquefois, mais non toujours. Par ce procédé, nous avons pu également faire absorber aux *Culex* du sirop simple, du sirop contenant du lactate de fer et du lait, tous ces procédés demandent beaucoup de patience. La meilleure méthode pour avoir du matériel destiné à l'étude de la digestion du sang est de placer dans une cage un certain nombre d'Insectes et la nuit, à l'obscurité, de placer la main dans la cage, on est aussitôt piqué, en particulier le soir à la tombée de la nuit et le matin à l'heure qui précède l'aube, l'activité des Moustiques se manifestant surtout aux heures crépusculaires. Signalons que les *Culex pipiens* L., tout comme les Anophèles, piquent aussi bien en hiver qu'en été à la condition que la température ne soit pas trop basse. La température minimum à laquelle nous avons pu obtenir des piqûres le matin à l'aube, en automne, a été de 13° C.

LA TEMPÉRATURE. — Les *Culex* peuvent vivre à une température assez basse d'une vie ralentie. Se basant sur ce principe, on peut conserver assez longtemps des Anophèles à la glacière. Nous avons étudié expérimentalement la conservation des *Culex pipiens* L. aux basses températures. Un lot de dix *Culex* comprenant des mâles et des femelles nouveau-nés et n'ayant pas piqué a été enfermé à la glacière avec une nourriture de pommes à la température de 8 à 10° C. Leur vie à la température normale n'aurait vraisemblablement pas excédé une vingtaine de jours. Les mâles sont morts au bout de 30 à 40 jours, quelques femelles ont vécu 6 mois. Nous avons vérifié ces faits dans une deuxième série d'expériences et avons à nouveau constaté la mort rapide des mâles et la résistance des femelles. Une autre expérience, effectuée à 5° C a donné de moins bons résultats : la survie a été moins longue. Nous reprendrons plus loin cette question à propos de l'hibernation.

LA DURÉE DE LA VIE. — Nous avons signalé que la nourriture sanguine n'est pas indispensable à *Culex pipiens* L.; mais nous avons toujours observé que les adultes nourris de substances végétales ne vivaient généralement pas plus de quinze à vingt jours en été. Par contre, nous avons constaté que la vie des *Culex* ayant pris un ou plusieurs repas de nourriture sanguine pouvait durer plusieurs mois. Le même fait a été constaté avec une nourriture de sérum sanguin centrifugé. On peut donc conclure que la durée de la vie de l'Insecte est très variable et que le genre de nourriture influe fortement sur sa durée. Cette influence de la nourriture est aussi très grande au point de vue de la reproduction, comme nous allons le voir.

La Reproduction

La reproduction est subordonnée à un certain nombre de facteurs parmi lesquels la nourriture et la température nous ont paru être les plus importants.

LA COPULATION

L'idée généralement admise est que la fécondation des femelles se fait pendant le vol et divers auteurs ont signalé la difficulté qu'ils ont eu à obtenir la fécondation des Anophèles en captivité. Les nombreuses expériences que nous avons faites nous ont prouvé que la fécondation chez *Culex pipiens* L. se produisait, sinon toujours, du moins régulièrement dans les cages. Nous en avons pour preuve le fait que dans certaines conditions de nourriture et de température, les femelles nées en captivité ont toujours pondu et les œufs se sont pour ainsi dire toujours développés.

LA PONTE

En ce qui concerne les pontes, nous avons fait des recherches au sujet de l'action de l'eau sur le reflexe de la ponte et sur les pontes sans fécondation.

ACTION DE L'EAU SUR LE REFLEXE DE LA PONTE. — Au cours de nos recherches une cave inondée où nous avons fait une partie de nos observations a été vidée de son eau, les fissures ont été cimentées et le sol complètement asséché dans les premiers jours de septembre 1924. Cette cave a été constamment tenue fermée après les travaux. Elle contenait un grand nombre de *Culex* adultes. Les Insectes ne disposaient plus de la moindre réserve d'eau pour effectuer leur ponte et pour se nourrir sauf une légère humidité du sol; cependant ils ont persisté dans la cave pendant une dizaine de jours. Durant cette période, nous avons capturé trois jours de suite, à 19 heures, sur les murs de la cave, un certain nombre de femelles; sitôt capturées elles étaient placées dans une cage contenant de l'eau dans un cristalliseur.

Nous avons constaté, chaque fois, le lendemain matin, qu'un grand nombre de radeaux d'œufs avaient été pondus la nuit qui suivait la capture, dans la cage où l'on avait enfermé les Insectes pris la veille. Cette même constatation faite trois fois, à un jour d'intervalle, nous a amené à penser que les femelles capturées avaient leurs œufs à maturation et que ne trouvant pas d'eau pour effectuer leur ponte, celle-ci avait été retardée. Ce fait est à rapprocher des observations faites par ROUBAUD (1929 b)

sur les femelles de *Stégomyia* qui ne pondent que lorsqu'elles sont dans des conditions telles que leurs œufs trouveront, par la suite, des conditions favorables à leur développement. Il est à rapprocher également des constatations de LEGENDRE (1928) sur les retards des pontes chez *Culex pipiens* L. en milieu sec. Notre opinion diffère cependant de celle de cet auteur, qui pense que la femelle « sait » que ses œufs ne résistent pas à la dessiccation. Il est peut-être préférable de dire pour expliquer ce fait qu'il existe un réflexe de la ponte sur lequel le contact de l'eau a une action favorisante. Nous avons cherché à vérifier la chose expérimentalement. Six femelles de *Culex* ayant piqué le 26 septembre ont été enfermées dans des tubes de verre fermés par un tampon de coton. Nous avons entretenu l'humidité du coton afin que les femelles puissent boire au cours de la digestion et ne pas mourir par dessiccation. Le 4 novembre, la digestion du sang étant terminée depuis plusieurs jours et certaines femelles paraissant pleines d'œufs, nous en avons placé deux dans une cage contenant un cristalliseur avec de l'eau. Le lendemain deux radeaux d'œufs étaient pondus à la surface de l'eau. Les quatre autres femelles ont été placées dans une cage contenant une tranche de pomme sans aucun liquide, sauf un coton imbibé d'eau. Huit jours après, le 12 novembre au soir, nous avons mis de l'eau dans le cristalliseur de la cage et, le lendemain nous y avons trouvé un radeau d'œufs. Les trois autres femelles gardées en observation jusqu'au 18 novembre, n'ont pas pondu. Cette expérience, nous le reconnaissons, ne fournit pas l'explication complète des faits; il n'est pas moins vrai que dans l'expérience les choses se sont passées comme dans la cave mise à sec. Les femelles dont les œufs étaient à maturation n'ont pas pondu à sec, ou sur le coton mouillé. Elles n'ont évacué leurs œufs que lorsqu'elles ont eu de l'eau à leur disposition. Il semble donc que la ponte chez *Culex pipiens* L. résulte d'un réflexe qui se déclenche au contact d'une surface liquide.

RECHERCHE SUR LA PONTE CHEZ LES FEMELLES NON FÉCONDÉES. — Nous nous sommes demandé si la femelle, dans de bonnes conditions d'alimentation, ne pourrait pas pondre des œufs non fécondés et ne se développant pas. Pareil fait a été observé chez certains Diptères (voir à ce sujet les travaux de COUSIN (1929) sur le développement du *Lucilia sericata* M.). Pour essayer de vérifier le fait nous avons prélevé, dans un élevage de larves bien nourries de protéines, les pupes dès leur naissance. Nous les avons isolées chacune dans un petit tube dit « à hémolyse » contenant de l'eau. Sitôt après l'éclosion de l'imago, nous avons enfermé

les femelles au nombre de cinq dans deux cages. Les unes ont été nourries d'hydrates de carbone, les autres de protéines. Elles sont mortes sans avoir donné d'œufs. Cette expérience tendrait à prouver qu'il n'y a pas chez *Culex pipiens* L. de maturation d'œufs sans fécondation. Une nouvelle expérience nous a donné les mêmes résultats; mais il s'agit là de constatations négatives qui ne permettent pas d'apporter des conclusions fermes.

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE SUR LA MATURATION DES ŒUFS

Nous avons observé à ce point de vue les faits suivants: en hiver la durée de la maturation des œufs par une température de 15° C a été de 15 à 20 jours. En été par une température moyenne de 25° la maturation des œufs dure 4 jours. La température minimum avec laquelle nous avons observé la maturation des œufs a été de 10°. Ce fait n'a été constaté qu'une fois.

INFLUENCE DE LA NOURRITURE

L'opinion générale à ce point de vue est que la condition nécessaire et indispensable pour la maturation des œufs est l'absorption par la femelle d'une nourriture sanguine. Cette idée a été déjà battue en brèche par SEN (1917). Cet auteur a observé la présence de Moustiques dans les pays absolument déserts et où il n'y avait pas possibilité pour les femelles de piquer du sang. Partant de cette observation, il a expérimenté sur des femelles de *Stegomyia scutellaris* W. qu'il a nourri de divers aliments tels que lait, peptone, urée, albumine, glucose, légumes frais, sirop de sucre. Dans la plupart des cas, les femelles ainsi nourries ont pondu. Le lait sucré, la peptone sucrée, le sucre seul, lui-même, permettent régulièrement à la femelle fécondée de pondre. Ce dernier fait a attiré particulièrement l'attention de SEN qui signale que si l'hémoglobine et le sucre sont des substances, il est vrai, fort différentes, elles sont toutes deux dialysables; il pense qu'il doit se produire dans le corps de l'insecte nourri de ces substances des phénomènes osmotiques qui ont peut-être une action déterminante sur l'ovulation. Signalons que SEN a observé que les animaux nourris dans les conditions que nous venons d'indiquer ne donnaient qu'une seule ponte. Des travaux semblables aux précédents ont été faits par CLAY (G. Huft) (1929) sur *Culex pipiens* L.

Nous avons fait, nous-mêmes, sur *Culex pipiens* L. des observations analogues. Conservant en cage des *Culex* que nous avons capturés, nous les avons nourris de tranches de pommes. Les femelles ont donné chacune

un petit radeau d'œufs qui ont éclos et dont les larves se sont parfaitement développées. Comme il était possible que ces *Culex* aient piqué du sang avant leur capture, nous avons cherché à nous rendre compte si des *Culex* neufs n'ayant jamais piqué et soumis au régime de nourriture végétale pouvaient se reproduire. Pour cela, nous avons capturé des pupes et les avons mises en cage dans un cristalliseur. Les lots d'Insectes contenaient des mâles et des femelles. Un premier lot a été nourri de pommes, un deuxième lot a été nourri de sérum humain soigneusement privé par centrifugation d'hématies, par conséquent d'hémoglobine. Les résultats des deux expériences ont été positifs. L'absorption d'hémoglobine n'est donc nullement nécessaire à la femelle pour obtenir la maturation des œufs. Une nourriture composée d'albumine (sérum centrifugé) ou de jus de fruits (pommes) peut fort bien suffire pour que la femelle amène ses œufs à maturation. Comme SEN, nous avons constaté que les animaux nourris ainsi ne donnaient qu'une seule ponte, ceux qui n'avaient été nourris que de végétaux mouraient soit immédiatement après s'être débarrassés de leurs œufs, soit au bout d'un court laps de temps n'excédant généralement pas 10 à 15 jours; par contre, ceux qui avaient pris un repas contenant des albuminoïdes ont vécu plus longtemps (1 ou 2 mois).

Ces résultats ont été obtenus en hiver, dans un laboratoire chauffé à 15° C. Nous les avons depuis maintes fois réobtenus au printemps et même en été par des températures de 25° avec des *Culex pipiens* L. de différentes races. Il ne s'agit donc pas d'une variété spécialement adaptée et on peut penser que tous les *Culex* sont aptes à se reproduire sans piquer de sang. Nos résultats au point de vue des pontes avec nourriture végétale sont constants. Les seules choses qui varient sont : la durée de maturation des œufs qui est fortement influencée par la température et le nombre des œufs. Nous avons cherché à étudier la cause de cette dernière variation.

Nous avons constaté au cours de nos recherches les faits en apparence étranges qui nous ont amené à penser que la nourriture n'est pas indispensable à la femelle pour arriver à effectuer la maturation de ses œufs. Voici dans quelles circonstances nous avons observé ces faits. Dans une cave toujours fermée, inondée toute l'année, nous avons observé la présence d'une quantité innombrable de *Culex*. Ces animaux se reproduisent depuis trois ans (1927, 1928, 1929) dans ce milieu en quelque sorte « en vase clos ». Les larves ont comme nourriture une eau fortement souillée qui provient de l'infiltration des égouts et des fosses voisines. Cette eau contient 475 milligrammes de chlorure par litre et une quan-

tité fort importante de matières organiques. C'est la seule nourriture dont disposent ces animaux ; ils ne peuvent sortir ; ils ne piquent jamais et cependant ils se reproduisent. Nous n'avons jamais observé la présence de rats dans ce local, il n'y a pas de trous par où ils puissent venir et il ne pourraient d'ailleurs y trouver aucune nourriture. Une grande quantité d'adultes sont victimes des Araignées qui sont extrêmement abondantes et dont les toiles tapissent entièrement les murs et le plafond de la cave. Un certain nombre des adultes échappent cependant à ce danger. Il n'est pas douteux que les femelles ne trouvent pour se nourrir que l'eau souillée qui stagne au fond de la cave, cette nourriture suffit-elle pour assurer la maturation de leurs œufs ?

Désireux d'élucider cette question, nous avons essayé de vérifier ces faits expérimentalement.

Dans une première série d'expériences, nous avons mis en cage des pupes capturées à la cave, dans un cristallisoir contenant de l'eau d'infiltration des égouts. Les adultes provenant des pupes n'ayant d'autre nourriture que cette eau ont pondu dans certains cas de petits radeaux d'une vingtaine d'œufs. Dans une deuxième série d'expériences, nous avons mis les pupes en cages dans un cristallisoir contenant de l'eau distillée. Bien que les adultes n'aient aucune nourriture, nous avons obtenu quelques pontes de petits radeaux d'œufs.

Nous avions, par cette deuxième expérience, la preuve qu'une femelle privée entièrement de nourriture et ne disposant que d'eau distillée, pouvait cependant amener quelques œufs à maturation. Comment expliquer ce fait ? Nous avons émis l'hypothèse que les femelles doivent posséder en arrivant à l'état adulte une certaine quantité de substances de réserves accumulées dans le tissu interstitiel pendant la vie larvaire et pouvant servir à amener les œufs à maturation. Si l'hypothèse est exacte, les œufs doivent être d'autant plus nombreux que la nourriture à l'état larvaire a été plus abondante.

Nous avons vérifié expérimentalement ce fait à plusieurs reprises en utilisant diverses races de *Culex pipiens* L. Nous avons nourri les larves avec une nourriture très riche composée tantôt de jaune d'œuf cuit, tantôt de blanc d'œuf cuit, tantôt de caillots de sang cuits. Ces aliments étaient finement pulvérisés dans le cristallisoir qui contenait les larves. Dès leur passage à l'état de pupes, les Insectes étaient placés, dans une autre cage, dans un cristallisoir ne contenant que de l'eau distillée. Bien que les adultes n'aient eu rigoureusement aucune nourriture, les femelles

ont toujours pondus, dans toutes les expériences, des radeaux d'œufs presque aussi gros que ceux des Moustiques ayant piqué du sang.

D'autre part, nous avons refait des expériences analogues en faisant varier les conditions de la nourriture des larves. Tandis que nous nourrissions un lot avec des substances protéiques, un autre lot recevait des hydrates de carbone. Les lots de larves nourries de protéines nous ont toujours donné des femelles qui, malgré l'absence de nourriture à l'état adulte, poussaient des radeaux d'œufs plus gros que ceux des femelles provenant des larves à nourriture hydro-carbonée.

Ces expériences vérifient notre hypothèse et expliquent les faits de reproduction « en vase clos » que nous avons constatés. Dans ces cas, le nombre des œufs pondus par l'adulte paraît bien être en corrélation avec les aliments absorbés par la larve. Il est donc vraisemblable que les réserves nutritives sont accumulées pendant la vie larvaire dans le tissu interstitiel ou corps adipeux, qu'elles sont transmises à la puppe et ensuite à l'imago. Nous étudierons ce problème d'histochimie dans la partie de notre travail consacrée à l'étude du corps gras. En somme, dans les conditions de vie et d'expérimentation que nous venons d'exposer, les *Culex* se comportent comme des *Ephémères*. Dans ces cas, la vie larvaire est la plus importante, elle est d'ailleurs la plus longue en hiver; c'est vraisemblablement la seule qui permette d'accumuler des réserves, la vie de l'adulte ne durant que le temps nécessaire pour pondre les œufs et assurer la perpétuation de l'espèce.

KASSIM EFFENDI, cité par ROUBAUD (1929 a) a déjà constaté qu'un *Culex* dans son élevage avait pondus sans prendre de nourriture. CLAY (G. HUFF) (1929) signale le même fait. ROUBAUD (1929 a) a observé en même temps que nous des faits analogues dans une cave de Paris et a signalé les « générations suractives hivernales » des Moustiques. Cette possibilité pour *Culex pipiens* L. de se reproduire sans nourriture sanguine n'est donc pas un fait exceptionnel. Elle peut se constater dans la nature aussi bien en hiver qu'en été, et nous avons vérifié expérimentalement ce fait. Nous pensons que c'est là un trait important de la biologie des *Culicidés*. C'est à lui qu'est dû, en grande partie, la persistance de ces Insectes dans les milieux urbains dont l'hygiène est insuffisante et dont les organisations d'égouts sont mauvaises. Les eaux polluées, riches en substances nutritives, stagnant à proximité des habitations dans les puits, les fosses d'aisances, les caves inondées, les canalisations non siphonnées constituent autant de gîtes où les larves trouvent une nourri-

ture abondante et où de plus les adultes se reproduisent même s'ils sont dans l'impossibilité de piquer.

Nous ne croyons pas cependant que ce mode de reproduction soit à comparer au point de vue du nombre des produits avec les pontes après nourriture sanguine. Il n'est pas douteux que les pontes d'été sont plus importantes et cela pour deux motifs :

1° Si on compte les œufs constituant une nacelle pondue par une femelle n'ayant pas piqué de sang, on constate que leur nombre n'excède généralement pas 20 œufs ; au contraire, les femelles ayant piqué du sang, pondent des radeaux de 150 à 200 œufs.

2° D'autre part, les femelles n'ayant pas piqué de sang ne pondent qu'une fois et meurent. Au contraire, la durée de la vie des femelles ayant pris une nourriture sanguine est beaucoup plus importante, si elles ont fréquemment l'occasion de piquer, elles peuvent pondre plusieurs fois pendant l'été, E. et E. SERGENT (1903) ont calculé que les descendants d'une seule femelle hivernante peuvent donner naissance dans la saison à vingt milliards de Moustiques. C'est ainsi qu'est assurée pendant la belle saison la pullulation maximum de l'espèce.

Il faut noter cependant que si les pontes effectuées par les adultes non nourris de sang ne sont pas extrêmement abondantes quant au nombre des œufs pondus, elles peuvent néanmoins être assez importantes, elles aussi, au point de vue de la multiplication des *Culex* en été et leur persistance en hiver. En effet, dans certaines circonstances, un grand nombre de femelles ne peuvent pas absorber de nourriture sanguine, elles pondent cependant. C'est ce qui se passe par exemple à la fin de l'été dans les plaines marécageuses du Bas-Languedoc avoisinant les étangs. Le nombre des *Culex* est inimaginable, leur abondance est telle que la plupart des Insectes, malgré leur activité, ne peuvent pas trouver à piquer du sang. Ils sont donc obligés de se contenter d'une nourriture végétale : le jus sucré des raisins pendant la saison des vendanges, en particulier, dont ils sont très friands. Cette nourriture leur suffit pour amener leurs œufs à maturation. Ce fait peut être facilement constaté et vient corroborer nos expériences de reproduction sans nourriture sanguine. Enfin pendant la mauvaise saison ces pontes sans nourriture sanguine nous paraissent jouer un rôle important dans la perpétuation de la race. Ceci nous amène à donner un aperçu de ce que nous avons constaté au point de vue de l'hibernation.

L'Hibernation

L'idée généralement admise à ce point de vue est que l'activité des adultes ne s'observe qu'en été. C'est pendant cette saison que les femelles prennent une nourriture sanguine et pondent leurs œufs. D'autre part, on admet qu'un certain nombre de femelles fécondées passent l'hiver dans des réduits sombres et chauds tels que des caves et ne se réveillent qu'au printemps pour pondre et mourir ensuite. On admet enfin qu'un certain nombre de larves passent l'hiver dans des mares ou des flaques d'eau sans manger ni se développer et qu'elles reprennent leur activité et leur développement à la belle saison.

En réalité, il nous est apparu que la situation était différente et plus complexe. Nous croyons que l'on peut classer le genre de vie des *Culex pipiens* L. suivant trois modes :

- 1° L'hibernation proprement dite, correspondant à l'activité minimum,
- 2° La vie ralentie sans nourriture sanguine.
- 3° La vie active avec nourriture sanguine.

I. — L'HIBERNATION PROPREMENT DITE

Pendant la mauvaise saison, les larves aussi bien que les adultes mènent une vie végétative. Nous avons cherché à vérifier ce fait expérimentalement. Nous avons déjà signalé que nous avons fait vivre à la glacière des *Culex pipiens* L. adultes à des températures, soit de 10° C, soit de 5°. Nos expériences nous ont montré que la vie des larves est également possible à ces températures mais que l'évolution larvaire est fort longue. Dans ces conditions, on observe d'ailleurs une très forte mortalité, la prolongation de la vie larvaire multipliant les chances d'infection, pour les larves élevées en captivité tout au moins, infections qui causent la mort d'un grand nombre d'entre elles.

Certains auteurs signalent que les larves peuvent même hiverner dans la glace des mares ou des étangs gelés et reprendre leur mobilité après le dégel. Nos expériences nous ont montré que les larves ne résistent pas à une congélation de leur milieu de culture durant 5 à 6 heures, même si le retour à la température du laboratoire est lent et progressif. Il semble donc que l'hibernation des larves de *Culex pipiens* L. ne serait possible que dans le cas d'hiver peu rigoureux et au cours desquels les mares ne gèleraient pas, fait qui n'est d'ailleurs pas anormal dans le Midi de la France. Nous n'émettons d'ailleurs cette opinion qu'avec la plus grande

réserve, car nos expériences ont été faites sur des Insectes élevés en captivité et, par conséquent, plus fragiles que des animaux vivant en liberté qui sont toujours plus résistants. Nos observations qui ont été exposées précédemment, nous ont permis de constater la présence des larves en hiver dans des fosses d'aisances, dans des puisards et des caves inondées, mais dont l'eau se maintenait toujours à une température assez élevée, généralement 10° C.

Pour ce qui est des adultes, nous avons parfois observé des gîtes d'hibernation. Ils sont assez difficiles à trouver; car la recherche des femelles hibernantes est fort laborieuse dans les caves où elles se cachent. Elles se placent, en effet, dans des coins abrités, particulièrement obscurs, et se posent généralement sur un fond sombre, ce qui augmente encore la difficulté de les apercevoir.

Notre pratique nous a montré qu'on trouve fréquemment des femelles hibernantes dans les serres chauffées et dont la température se maintient toujours au-dessus de 0° C. Nous avons capturé de nombreuses femelles en hibernation dans les serres du Jardin des Plantes de Toulouse et dans celles de l'École d'Agriculture de Montpellier. La capture est facile, car ces Insectes ont une activité assez réduite. Nous ne les avons cependant jamais vus complètement inertes. Ils se déplacent peu, mais sont parfaitement capables, dans certains cas, d'aller chercher un abri parfois jusqu'au plafond de la serre.

Les examens que nous avons faits de ces femelles hibernantes nous ont montré que très souvent leur estomac ou leur intestin postérieur contenait des traces minimales de nourriture. Il leur arrive donc vraisemblablement de se nourrir aux dépens des sucres des plantes de la serre. Par contre, d'une part, leurs ovaires étaient à l'état de repos, et d'autre part, leur spermathèque contenait toujours des spermatozoïdes. Sauf tout à fait au début de l'hiver, on ne trouve pas de mâles dans ces gîtes d'hibernation. Il est intéressant d'essayer de se rendre compte des causes qui déterminent cet état de vie végétative.

La plupart des auteurs attribuent l'hibernation à l'abaissement de la température. C'est l'opinion de E. BRUMPT (1927) qui qualifie d'ailleurs ce mode de vie « d'hibernation conditionnelle » signalant que si la température s'élève et si les conditions deviennent favorables, l'Insecte peut se nourrir de sang et effectuer une ponte. Nous avons à plusieurs reprises vérifié ce fait.

Cependant d'autres causes ont été invoquées comme déterminant

l'hibernation. Dans les pays tropicaux, il existe une hibernation des Moustiques pendant la saison sèche. Cette hibernation serait causée, dans le cas particulier, d'après LEGENDRE (1930) par la siccité de l'air qui empêcherait l'Insecte de mener une vie active. WESINGER LUND (1921) considère que l'hibernation est conditionnée par la surcharge graisseuse. Nous avons observé que de nombreux *Culex* ayant piqué en novembre n'apportaient pas leurs œufs à maturation. La nourriture absorbée doit être vraisemblablement utilisée par eux pour constituer des réserves de graisse. Récemment ROUBAUD (1923 a) a émis une nouvelle théorie sur la question. Il a signalé qu'il se produit à la fin de l'été une sorte de dégoût du sang chez les femelles, qui, par contre, se nourrissent très avidement d'hydrates de carbone (jus de fruit), se surchargent de graisse et entrent en hibernation. Cette sorte de dégoût de la nourriture sanguine serait causée par une intoxication azotée en corrélation avec une surcharge rénale qui se manifeste par un état particulier de réplétion des tubes de Malpighi. Cette théorie est basée sur des expériences montrant l'action négative de l'élévation de la température sur les femelles hibernantes et l'impossibilité dans laquelle on se trouve de les réactiver et de les faire pondre. Nous ne nions pas l'influence de la surcharge rénale sur le début de l'hibernation, mais les preuves données ne nous paraissent pas cruciales. La grosseur du tube de Malpighi de femelles hibernantes peut être en rapport avec d'autres causes qu'avec une surcharge azotée et le dégoût des substances protéiques nous paraît difficile à établir, car il est quelquefois impossible en été de faire absorber expérimentalement du lait et même une goutte de sang à des femelles actives. Aussi sans contester l'influence de la surcharge rénale, nous croyons que dans les pays méditerranéens, où nous avons fait nos observations, l'abaissement de la température est la cause déterminante la plus importante de l'hibernation.

Plusieurs raisons tendent à nous faire juger ainsi. D'abord, le fait que l'on peut expérimentalement faire vivre les *Culex* à la glacière à 8° C ou 10° qu'ils aient piqué ou non. On crée ainsi un état artificiel d'hibernation qui peut se prolonger 5 à 6 mois, c'est-à-dire pendant une période correspondant à la durée de l'hiver dans le Midi de la France. L'abaissement de la température semble suffire à lui seul pour établir ce régime de vie inactive et prolongée.

Si on observe, en effet, les Culicidés vivant en liberté, on constate que la date du début de l'hibernation est réglée par la température suivant les climats. Les *Culex* peuvent piquer assez activement dans la campagne

du Bas Languedoc en fin novembre quand la température est particulièrement douce à cette époque, ce qui est fréquent. Or, à ce moment, ils sont tous en hibernation à Toulouse et si l'on en trouve encore dans ce pays, c'est dans les maisons bien chauffées. Il en est de même dans le nord de la France.

L'abaissement de la température amène donc l'état d'hibernation. Par ailleurs, l'élévation de la température le fait cesser. En effet, s'il n'est pas douteux qu'en hiver par une température basse les femelles ne piquent généralement pas, on peut cependant observer dans le Bas Languedoc que sous l'action d'une élévation de la température se produisant au cours de l'hiver, des femelles peuvent d'elles-mêmes quitter leur gîte d'hibernation et aller se nourrir de sang, donc cesser d'hiverner au sens strict du mot (1). Ce fait a été constaté à Toulouse, en décembre 1928, dans une habitation bien chauffée dont la cave contenait des *Culex* à l'état de vie ralentie, il est vrai. Nous l'avons signalé plus haut et avons vu, de plus, qu'un certain nombre de femelles qui avaient piqué ont pondu par la suite. Or en fin octobre les femelles n'avaient pas encore commencé leur hibernation. Il faut donc admettre que « la cure hypothermique d'asthénobiose » considérée par ROUBAUD comme nécessaire à la reprise de la vie active, peut être fort courte. Dans le cas étudié, il n'est pas douteux que l'élévation de la température qui s'est produite a fortement abrégé l'hibernation.

L'hibernation peut donc s'interrompre, comme le dit E. BRUMPT, si l'hiver est doux, et reprendre si le froid revient. De même, l'époque de la fin de l'hibernation est éminemment variable suivant les climats. Elle a lieu au mois de mai dans le Bas-Languedoc où le printemps est généralement chaud; elle est beaucoup plus tardive dans le Nord de la France. Si l'intoxication azotée était seule en jeu, il serait fort difficile de comprendre pourquoi la cure hypothermique est brève ici, plus longue ailleurs. Au contraire, les différences dans la durée de l'hibernation s'expliquent très simplement si l'on admet que c'est la température qui intervient pour les déterminer.

Cette action du froid sur le phénomène d'hibernation et la prolongation de la durée de la vie est étroitement liée avec l'inhibition des ovaires; qui résulte elle-même du ralentissement du métabolisme général

1. LA FACE (L) (1926) a observé à Rome des faits analogues voir : Ricerche sulla Biologia del *Culex pipiens*. L'alimentazione e l'ibernamento. *Riv. Malar.*, T. V, n° 2, Mars et Avril, 132-156.

de l'Insecte aux basses températures. La maturation des œufs ne s'observe jamais en effet pendant l'hibernation entre 5° et 10° (ou même en été si on met les femelles à la glacière à ces mêmes températures). Dans ces conditions de réfrigération, l'Insecte conserve ses réserves à l'état de potentiel, sa vie est prolongée et il peut ainsi passer la période de l'hiver. C'est donc bien par le mécanisme de l'arrêt de l'activité reproductrice que se produit l'action du froid comme facteur de l'hibernation. Dès que la température s'élève, soit naturellement, au printemps, soit en hiver sous des causes artificielles, l'hibernation cesse et le phénomène qui caractérise ce changement d'état est la maturation des œufs, la ponte et la mort de l'Insecte.

Toutes ces observations sont donc bien concordantes pour faire ressortir le rôle capital de la température dans le phénomène d'hibernation. Une nouvelle série de faits que nous allons exposer vient à l'appui de cette manière de voir : une température moyennement basse permet un mode d'hibernation intermédiaire entre la vie active de l'été et l'hibernation proprement dite.

II. — LA VIE RALENTIE

Comme nous l'avons indiqué dans les pages précédentes, nous avons observé la présence en hiver dans une cave chauffée de *Culex pipiens* L. Ces Insectes se rencontraient à l'état adulte : femelles et mâles, sur les murs et le plafond de la cave et de nombreuses larves et nymphes se trouvaient dans les puisards pendant les hivers des années 1927, 1928, 1929. Nous avons observé la reproduction chez ces Insectes et nous en avons établi expérimentalement les conditions. Il y a là un mode d'hibernation spécial, c'est la « vie ralentie ». Les adultes vivent à proximité des gîtes de larves où ils sont nés. Les mâles fécondent les femelles, qui amènent leurs œufs à maturation en 15 à 20 jours, pondent et meurent. Les larves mettent 45 jours à effectuer leur évolution. Trois ou quatre générations suffisent pour faire passer la mauvaise saison à un lot d'Insectes. Ce qui caractérise ce mode de vie, c'est la possibilité de la reproduction sans nourriture sanguine. En effet, pendant cette période les femelles ne piquent généralement pas et cependant elles peuvent pondre des œufs ; mais si les circonstances de température se modifient, l'activité des femelles augmente et elles cherchent à piquer. Nous avons fait cette observation à Toulouse au moment même où ROUBAUD (1929) constatait des faits analogues à Paris, qu'il a décrits sous le nom de « cycle autogène »,

TAB
ACTION DE LA TEM
DE CUL

TEMPÉRA- TURE MOYENNE	LARVE	PUPE	ADULTE
à 5°	Durée de la vie variable suivant le milieu, vie ralentie et engourdie. Forte mortalité.	Métamorphose impossible.	Activité réduite au minimum, pas de reproduction. Forte mortalité.
à 10°	Durée de l'évolution larvaire 60 jours environ si le gîte contient une abondante nourriture.	La métamorphose dure 12 jours, l'adulte, la plupart du temps, ne peut quitter sa dépouille pupale.	Vie très ralentie. Reproduction très rare.
à 15°	Durée de l'évolution larvaire, 45 jours.	La métamorphose dure 5 à 6 jours.	Vie ralentie. Reproduction régulière.
à 25°	Durée de l'évolution larvaire, 10 jours.	La métamorphose dure 3 jours.	Activité exubérante, reproduction extrêmement abondante. Nourriture sanguine.

aussi croyons-nous que cet état de vie ralentie n'est pas un mode d'hibernation exceptionnel. Il se produit automatiquement chaque fois que les conditions de vie et de température sont favorables. Nous avons pu le réaliser plusieurs fois, expérimentalement, après capture de *Culex* hibernants en les plaçant à une température de 15 à 18° C avec une alimentation de pommes et d'eau : au bout d'une période d'une vingtaine de jours, nous avons toujours observé des pontes et le développement régulier des larves.

III. — LA VIE ACTIVE

En règle générale, la température s'élevant au début de l'été, l'hibernation proprement dite cesse. Les femelles hibernantes s'envolent et cherchent à se nourrir de sang. Elles pondent et leurs œufs se développent rapidement. Les Insectes vivant à l'état de vie ralentie sortent également

R

RE SUR LA BIOLOGIE
ENS L

DE LA VIE DE L'ADULTE	MATURATION DES ŒUFS	ECLOSION DES ŒUFS
elles peuvent vivre plusieurs mois.	Impossible.	Impossible.
elles peuvent vivre tout l'hiver.	Généralement impossible ou très rare.	9 à 11 jours après la ponte.
lement 15 à 30 jours. gée par la nourriture sanguine.	15 à 20 jours.	2 à 3 jours après la ponte.
lement 15 à 20 jours. gée par la nourriture sanguine.	4 jours.	environ 24 heures après la ponte.

de leur gîte. Pour eux aussi, la vie avec nourriture sanguine apparaît : vie exubérante et rapide, caractérisée par une multiplication intense, qui dure tout l'été.

En somme, nous concluons de ces observations biologiques que la vie et la reproduction chez *Culex pipiens* L. sont conditionnées par deux facteurs principaux : la température et la nourriture qui nous ont paru avoir une importance de premier ordre. D'autres influences existent certainement ; mais leur action est beaucoup plus faible.

Nous résumons en tableaux les faits qui viennent d'être signalés au sujet de l'action de la température et de la nourriture. Nous aurons un exposé peut-être trop schématique, mais qui fera apparaître l'action capitale de ces deux facteurs sur la biologie tout entière de *Culex pipiens* L.

En somme, au point de vue de l'action de la température on observe

deux phénomènes inverses constituant un balancement entre l'activité générale et l'activité reproductrice de l'Insecte d'une part et la durée de la vie de l'autre (voir Tableau I).

Un froid modéré ralentit l'activité générale et arrête la reproduction, mais par ailleurs il prolonge la vie par le phénomène d'hibernation. La chaleur exalte l'activité des phénomènes de la vie de relation et de reproduction mais, par contre, elle raccourcit l'existence (ce dernier point pouvant être modifié par la nourriture).

Il existe donc une première corrélation entre l'abaissement de la température et la persistance de la race dans les divers modes d'hibernation et une deuxième corrélation entre la chaleur et la pullulation de l'espèce.

Nous avons résumé dans le tableau suivant l'action de la nourriture.

TABLEAU II
INFLUENCE DE LA NOURRITURE

A) CHEZ LA LARVE			
GRANDE QUANTITÉ de nourriture	NOURRITURE COMPOSÉE DE PROTÉINES	NOURRITURE COMPOSÉE DE MATIÈRES VÉGÉTALES	NOURRITURE INSUFFISANTE
Accélère la vie larvaire.	Accélère la vie larvaire, peut permettre d'accumuler dans un minimum de temps une quantité de réserves telle que les femelles fécondées pondent toujours même si à l'état adulte elles sont privées de nourriture. Radeaux d'œufs sensiblement normaux.	Vie larvaire plus longue. Les réserves accumulées peuvent parfois permettre aux adultes non nourris de pondre un très petit radeau d'œufs.	Ralentit le développement de la larve.
B) CHEZ L'ADULTE			
NOURRITURE SANGUINE		NOURRITURE VÉGÉTALE	
Durée de la vie très prolongée (dure plusieurs mois en été.)	Pontes très nombreuses et très abondantes radeaux de 100 à 200 œufs. Pullulation maximum.	Durée de la vie 15 à 20 jours.	Une seule ponte suivie de la mort de l'Insecte. Radeaux de 15 à 30 œufs.

En somme, l'activité reproductrice, toutes les autres conditions étant égales par ailleurs, est sous l'influence directe de l'abondance de la nourriture aussi bien à l'état larvaire qu'à l'état adulte. Elle est maximum avec une nourriture protéique, en particulier avec la nourriture sanguine qui donne la pullulation maximum. Une nourriture végétale peut cependant permettre à l'espèce de se perpétuer.

On peut donc conclure que, sous l'influence des variations de ces deux facteurs, température et nourriture, varient aussi les différents aspects de la vie de l'Insecte, les modifications de la température et de la nourriture déterminant en effet la plupart des changements observés dans l'activité générale et dans l'activité reproductrice des *Culex*. En toutes circonstances l'Insecte réagit en s'adaptant le mieux possible à ces influences extérieures continuant à vivre au milieu de ces variations et à se reproduire quand il en a la possibilité.

CHAPITRE II

LE TUBE DIGESTIF ET LA DIGESTION CHEZ LA LARVE DE *CULEX PIPIENS* L.

L'étude histologique des organes internes de cette larve ne nous paraît pas avoir très souvent tenté les naturalistes. Nous avons cependant trouvé sur ce sujet, les travaux de THOMPSON (1905) et ceux plus anciens de POUCHET (1847). D'autre part, nous nous sommes inspirés de l'étude faite par Van GEUCHTEN (1890) de la larve de *Ptychoptera contaminata*, ce travail nous a fourni des comparaisons intéressantes ainsi que l'étude de RACHKE (1888) sur la larve de *Culex nemorosus*. Nous avons pris pour objet de nos recherches la larve arrivée à son complet développement (quatrième âge).

La larve, sauf dans les derniers moments qui précèdent la métamorphose, mange sans arrêt. On peut donc toujours observer l'épithélium intestinal en activité, aussi bien au point de vue de la sécrétion que de l'absorption. Les cellules de l'intestin moyen sont de très grandes dimensions et constituent un très beau matériel pour les recherches cytologiques.

TECHNIQUES EMPLOYÉES

FIXATION. — Avant de fixer les larves il est utile de les tuer. Nous avons employé pour cela la chaleur : les larves sont mises dans un petit



FIG. II. Coupe longitudinale de l'appareil digestif de la larve de *Culex pipiens* L. (demi-schématique). O, œsophage; P, proventricule; C, cœcums digestifs; I, Intestin moyen; V, valvule pylorique et abouchement des tubes de Malpighi; II, iléon; Co, colon; R, rectum, A, anus.

godet plein d'eau dont la température est progressivement élevée jusqu'à 37° C. A cette température les larves meurent généralement en extension. Il suffit pour les fixer de les disposer longitudinalement le long de la paroi d'un tube contenant le fixateur et par renversement du tube de les plonger dans ce liquide. La fixation s'opère dans de bonnes conditions et l'on peut pratiquer des coupes longitudinales intéressant parfois toute la longueur de l'intestin. Les fixateurs que nous avons employés ont été l'alcool à 90° et à 100°, les liquides de Bouin, de Duboscq-Brasil, de Flemming, de Regaud suivi de chromisation pour les mitochondries. La technique de Cajal au formol-urane nous a servi pour la mise en évidence de l'appareil de Golgi. Dans la technique courante, nous avons employé comme fixateur le liquide de Sémichon. Inclusion à la paraffine; coupes généralement de 6 μ sauf pour les mitochondries où elles ont été de 3 μ . Colorations : Hémalum-éosine; triple coloration de Prenant; méthode de Curtis à la safranine, acide picrique, bleu diamine.

Description générale

Le tube digestif de la larve est constitué de trois parties : l'intestin antérieur, l'intestin moyen, l'intestin postérieur.

L'intestin antérieur est constitué par le pharynx et l'œsophage qui comporte comme annexe deux glandes salivaires. Il s'étend de la bouche au proventricule.

L'intestin moyen débute à la valvule œsophagienne ou proventricule et s'étend jusqu'à la valvule pylorique. C'est dans cette partie de l'intestin que s'observent d'importants phénomènes digestifs, aussi l'appelle-t-on souvent estomac ou ventricule chylique. Cette partie de l'intestin porte immédiatement au-

dessous de la valvule œsophagienne huit cœcums digestifs. A son point de terminaison, la valvule pylorique, il reçoit les tubes de Malpighi.

L'intestin postérieur se divise en deux parties : l'intestin grêle ou iléon, le gros intestin ou colon. Enfin le tube digestif se termine par le rectum.

I. — L'Œsophage

Nous commençons notre description en arrière du point où les glandes salivaires s'abouchent dans l'œsophage. Le réservoir de nourriture n'existe pas chez la larve. L'œsophage est constitué par une fine paroi membraneuse très mince contenant des noyaux eux-mêmes aplatis. Cette paroi est caractérisée par la présence de plis longitudinaux qui sont au nombre de cinq. Les cellules épithéliales entrent dans la composition de ces plis ainsi que la basale, mais non la tunique musculaire. L'épithélium est constitué de cellules dont il est difficile d'établir les limites cellulaires; le protoplasme est assez basophile et le noyau est de forme allongée, dans le sens de la longueur de l'œsophage. Ce noyau possède des grains de chromatine périphériques et un nucléole souvent situé à une extrémité. Les dimensions de la cellule sont en longueur 15μ et en largeur 5μ . La surface des cellules qui est tournée vers la lumière intestinale paraît être recouverte d'une forte cuticule chitineuse qui est colorée par le vert lumière dans la technique de Prenant.

Cet épithélium œsophagien est entouré d'une épaisse lame continue de tissu musculaire dont le protoplasme est fortement acidophile et contient des noyaux faiblement colorables. Les fibres paraissent être uniquement circulaires, cependant d'après THOMPSON (1905), il existerait une série de muscles longitudinaux dont quelques-uns assez différenciés, qu'il appelle les dilatateurs latéraux de l'œsophage. La couche musculaire est particulièrement épaisse et dense dans la région du proventricule : c'est là un fait caractéristique qui contraste avec la minceur et la laxité de la tunique musculaire dans l'intestin moyen.

II. — L'Intestin moyen

L'intestin moyen se compose de trois parties principales : le proventricule ou valvule œsophagienne, les cœcums digestifs et l'intestin moyen proprement dit ou ventricule chylique.

a) LE PROVENTRICULE

Le début de cette partie du tube digestif est constitué par la valvule œsophagienne ou proventricule. On appelle ainsi une région anatomique

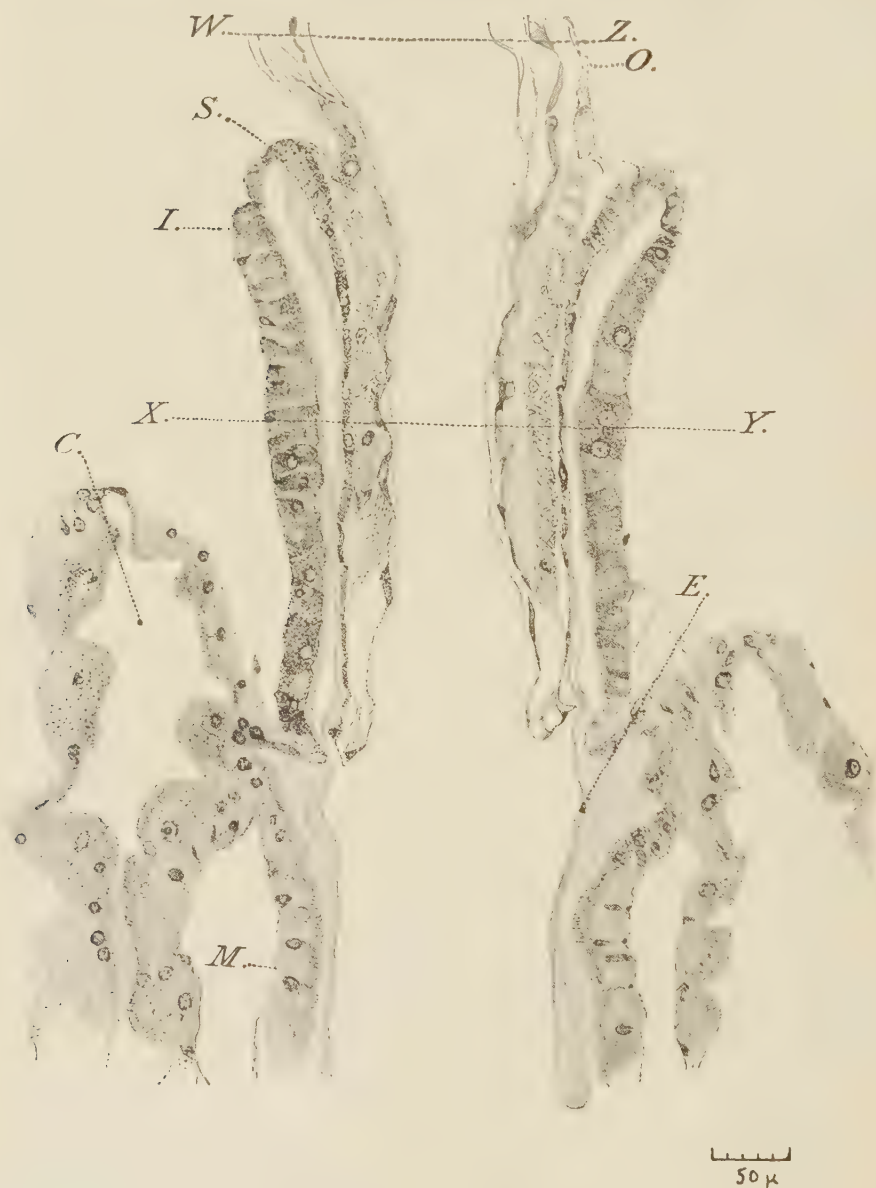


FIG. III. Larve de *Culex pipiens* L; coupe détaillée du proventricule; O, œsophage; S, partie terminale de l'œsophage, cellules sécrétant l'entonnoir; I, début de l'intestin moyen; C, cœcum digestif; E, entonnoir; M, intestin moyen.

formée par l'union de deux organes bien différents. Dans cette région, en effet, l'œsophage qui fait partie de l'intestin antérieur pénètre dans l'estomac ou intestin moyen. Ce dispositif ne peut s'observer avec précision que sur des coupes histologiques longitudinales. L'œsophage pénètre d'une longueur de 0 mm. 4 dans l'intestin moyen. Il n'existe pas d'épaississement localisé de la tunique musculaire œsophagienne constituant un sphincter comme cela s'observe dans le proventricule de l'adulte. L'épaississement existe cependant, mais au lieu d'être localisé, il s'étend à toute la tunique musculaire sur la longueur des deux tiers de l'œsophage intravalvulaire : c'est « le muscle circulaire de l'œsophage de THOMPSON ».

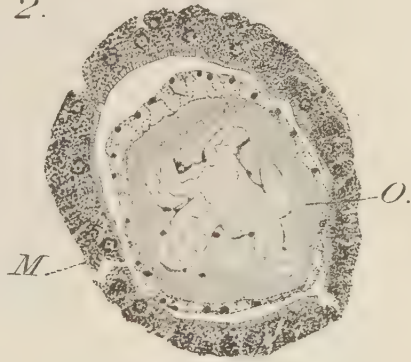
Notons qu'au niveau de l'entrée de l'œsophage dans le cardia, on observe une petite couronne de tissu conjonctif qui réunit la tunique musculaire de l'œsophage et la paroi épithéliale de l'estomac se continuant avec la basale de cet organe, et déterminant à ce niveau un petit sinus de dimension minime si on le compare à celui qu'on observe chez certains Diptères (Simulidés).

La paroi œsophagienne invaginée dans l'intestin moyen se recourbe un peu en avant de l'ouverture des cœcums gastriques et remonte vers l'orifice antérieur. Il se forme à ce niveau une cavité tubulaire qui a pour paroi interne l'œsophage et pour paroi externe une couche de cellules œsophagiennes d'un type spécial. Au niveau du repli postérieur de l'œsophage on observe déjà, en effet, que les cellules qui le constituent sont plus épaisses que celles du tube œsophagien proprement dit. Leur protoplasma envoie des ramifications disposées en fins tractus de forme élégante traversant la cavité comprise entre le feuillet œsophagien et le tube qui lui fait suite et reliant les deux parois de cette cavité qui se trouve ainsi cloisonnée. La zone

1.



2.



50 μ

FIG. IV. 1), Larve. Œsophage coupe transversale suivant la ligne WZ de la figure III; 2) Larve. Proventricule coupe transversale suivant la ligne XY de la figure III. O, double coupe de l'œsophage; M, intestin moyen.

comprise entre les deux feuillets correspond à la grande cavité sanguine décrite par VAN GEHUCHTEN (1890) chez *Ptychoptera contaminata*. Les dimensions de cette cavité sont chez la larve de *Culex pipiens* L. beaucoup moins importantes, plus grandes cependant que celles que RACHKE (1888) a décrites chez *Culex nemorosus*. On peut trouver dans ce sinus quelques cellules mobiles et une sorte de semis de granulations qui, parfois, ressemblent à une trame légère et irrégulière de nature acidophile et qui est du plasma sanguin coagulé.

A la paroi œsophagienne qui remonte vers l'orifice antérieur de l'intestin moyen, fait suite un tube

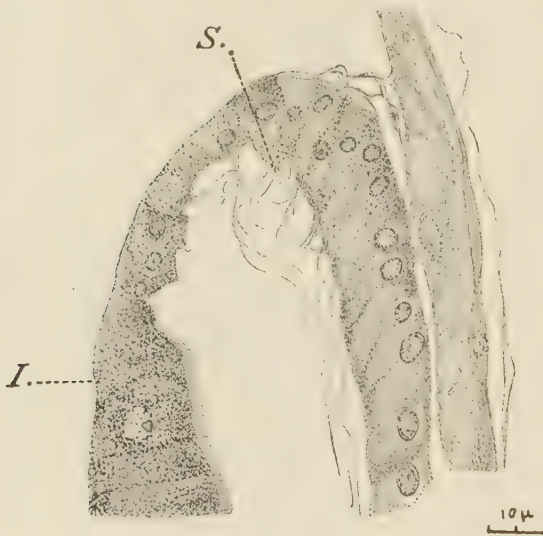


FIG. V. Larve. Détail des cellules de l'œsophage : S, qui sécrètent l'entonnoir chitineux; I, début de l'épithélium de l'intestin moyen.

constitué de cellules qui ne tardent pas à se différencier. D'abord, aplaties comme celles de l'œsophage, elles deviennent ensuite plus larges. Cependant, nous le répétons, ces cellules bien que d'aspect différent sont des cellules œsophagiennes et font partie de l'intestin antérieur. D'abord orientées parallèlement à la paroi dans la partie qui touche le repli de l'œsophage, on voit ensuite ces cellules se disposer obliquement, puis enfin normalement à la courbure du tube qu'elles constituent. Leur protoplasme est finement granu-

leux et leur noyau est de forme d'abord ovale, puis il s'arrondit à mesure que l'on remonte vers l'extrémité proximale. Si l'on examine ces cellules avec un objectif à immersion, on voit qu'elles ne sont pas bordées, comme celles de l'intestin moyen par un plateau strié et qu'elles ne sont pas recouvertes d'une cuticule épaisse comme celles de l'œsophage. Leur surface, tournée vers l'extérieur, c'est-à-dire vers la lumière intestinale, est recouverte d'une sorte de membrane transparente difficile à apercevoir même aux forts grossissements, qui longe la couche cellulaire et se continue ensuite dans l'intestin moyen en passant devant l'ouverture des cœcums. C'est le début de l'entonnoir qui se prolonge dans l'intestin où il entoure la nourriture dans une sorte de tube. Ce sont ces cellules œsopha-

giennes d'un type spécial qui sécrètent cette membrane de nature chitineuse. Si on continue à suivre sous le microscope cette couche épithéliale, on la voit se recourber. Au niveau de cette courbe, les cellules constituant s'amincissent. Elles sont rejointes sur la face externe par le petit tractus fibreux dont nous avons déjà parlé, reliant le repli épithélial à la tunique musculaire de l'œsophage. Ce petit tractus fibreux va se confondre avec la basale de l'épithélium intestinal. Ce dernier est nettement caractérisé à son début par une petite zone mince constituant ce qu'on appelle « la brisure de l'épithélium » composé de quelques cellules très petites après lesquelles l'épithélium s'épaissit brusquement. Les grandes cellules que l'on voit alors contrastent par leurs dimensions et leur aspect avec celles qui sécrètent l'entonnoir et aussi avec celles des cœcums et de l'intestin moyen.

Ces cellules présentent cependant le type cellulaire de l'intestin moyen, avec cette différence que dans la partie comprise entre le début du cardia et les cœcums leur protoplasma est très fortement basophile. Les dimensions de la cellule sont : longueur $30\ \mu$, largeur $20\ \mu$. Les noyaux sont de $10\ \mu$ de diamètre.

Le fait qui caractérise ces cellules, c'est qu'elles sont bordées du côté de la lumière intestinale par un plateau strié colorable par le vert lumière. Ce plateau d'une épaisseur moyenne de $2\ \mu$ semble constitué de filaments insérés sur le protoplasme. Les extrémités de ces filaments paraissent libres et non reliés par une membrane. Ils sont en général parallèles. Van GEHUCHTEN a décrit une formation analogue chez *Ptychoptera contaminata*. Pour lui comme pour FRENZEL (1882), « ce plateau est un organe de protection des cellules épithéliales contre les lésions du dehors, construit de telle sorte qu'il ne gêne pas les fonctions de la cellule ». Nous verrons, en effet, comme l'indique Van GEHUCHTEN, ces fines stries s'ouvrir pour le passage des vacuoles digestives. Y a-t-il une striation du protoplasme correspondant aux stries de la bordure elle-même ? Cette striation existe. Pour Van GEHUCHTEN, RABL (1885) et KLEIN (1881) ce plateau n'est pas, en effet, une paroi cellulaire de nature spéciale, il est le produit de la différenciation du réseau protoplasmique. Il contribue avec l'entonnoir et la membrane péritrophique à protéger la cellule contre les frottements des particules alimentaires.

Le proventricule se termine par une valvule circulaire que nous appelons « la valvule proventriculaire » qui sépare la cavité de cet organe du ventricule chylique ou intestin moyen proprement dit. Cette valvule

se remarque fort bien sur les coupes longitudinales entre les ouvertures des cœcums. Elle est constituée par l'épithélium et sa basale, la couche musculaire longitudinale passant directement du proventricule sur l'intestin. Le rôle de cette valvule est d'empêcher les particules alimentaires contenues dans l'estomac de refluer dans le proventricule.

b) L'ENTONNOIR ET LA MEMBRANE PÉRITROPHIQUE

Les aliments sont séparés du plateau strié par une zone claire qui est occupée par l'entonnoir et la membrane péritrophique. L'entonnoir va de la valvule œsophagienne au rectum et entoure complètement, comme un tube, les aliments. SCHNEIDER (1887) l'a étudié chez un grand nombre d'Arthropodes et lui a donné le nom de *Trichter* ou entonnoir. Il le considère comme le prolongement de la cuticule chitineuse de l'intestin antérieur. Cet entonnoir, nous l'avons vu, est produit chez la larve de *Culex pipiens* L. par la sécrétion des dernières cellules œsophagiennes du proventricule. Il est bien de nature chitineuse, d'aspect vitreux à l'examen microscopique. Il ne prend aucun colorant et résiste à la potasse.

Si l'on examine avec un grossissement de 600 diamètres une coupe de l'intestin moyen on remarque qu'il existe de plus, entre la face interne des cellules épithéliales et l'entonnoir une sorte de membrane acidophile légèrement granuleuse, sans structure vacuolaire, c'est la membrane péritrophique.

La membrane ainsi nommée par BALBIANI (1890 a) est une formation développée chez beaucoup d'Insectes et ne doit pas être confondue avec l'entonnoir. Chez les Chenilles (*Bombyx mori* L., *Malacosoma deilephila*), il s'agit d'un tube tendre, quoique assez résistant et membraneux, qui sépare le contenu de l'intestin de l'épithélium et protège probablement celui-ci de lésions mécaniques que pourrait causer une nourriture riche en cellulose. Cette membrane semble être le produit des cellules de l'intestin moyen et à l'opposé de l'entonnoir, ne se compose pas de chitine. Du reste, les opinions divergent sur son origine. Alors que BALBIANI, VERNON (1905), MC DUNNONGH (1909) la tiennent pour une formation cuticulaire de l'épithélium intestinal moyen, elle serait, d'après V. GEHUCHTEN (1890) et CUÉNOT (1895 a) le produit de cellules particulières de cet épithélium. IMMS (1925) la fait naître dans l'extrémité antérieure du cardia. Il n'en est pas ainsi chez tous les Insectes et dans beaucoup de cas, l'origine de la membrane péritrophique est difficile à mettre en évidence. Elle doit être identique à la formation décrite sous le nom de

« Cyste » chez la larve de *Myrmica* et la larve du *Lasius flavus* par KARAWAIEW (1899) c'est une épaisse masse gélatineuse qui entoure immédiatement le contenu de l'intestin et a une structure feuilletée; elle peut presque atteindre l'épaisseur de la paroi de l'intestin moyen. KARAWAIEW a montré de grosses gouttes de graisse dans sa couche la plus interne.

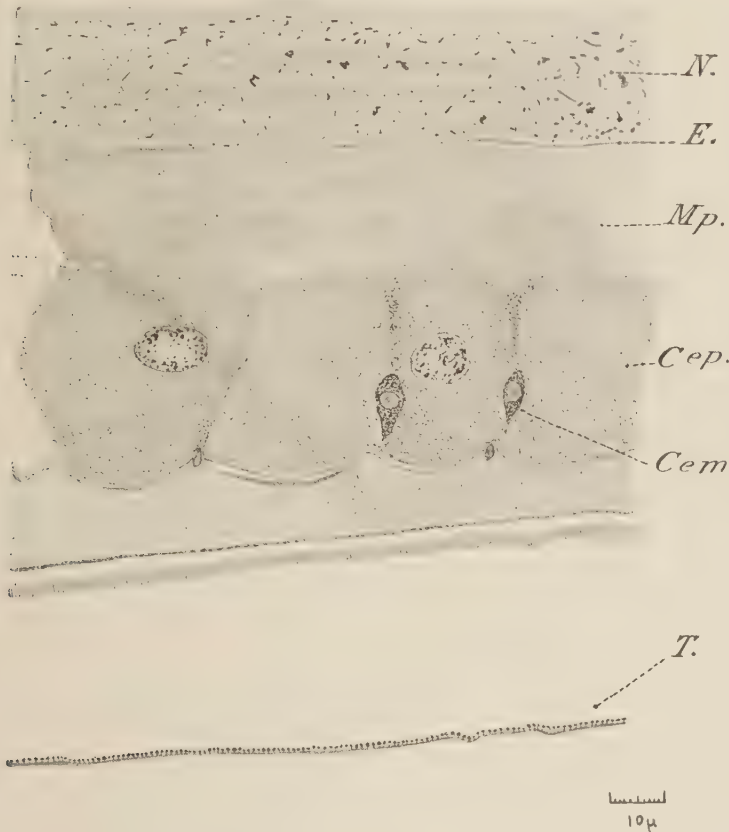


FIG. VI. Larve de *Culex pipiens* L. Coupe d'une partie de l'intestin moyen montrant : Cep, les cellules épithéliales; Cem, les cellules embryonnaires; Mp, la membrane péritrophique; E, l'entonnoir; N, la nourriture; T, trachée.

Cette membrane est donc fort différente de l'entonnoir et ne doit pas être confondue avec lui. Il semble que chez la larve de *Culex pipiens* L. on ne peut lui attribuer d'autre origine que la sécrétion des cellules épithéliales de l'intestin moyen; en effet, cette sécrétion est très active d'une part et d'autre part, la membrane n'existe que dans l'estomac.

Nous avons constaté que la membrane péritrophique se colore nette-

ment en bleu par le bleu diamine après fixation au liquide de Flemming. Grâce à cette coloration, il est possible de la suivre dans toute la longueur de l'intestin moyen. Nous verrons au cours de cette étude ce que l'on peut penser du rôle physiologique de l'entonnoir et de la membrane péritrophique.

c) CŒCUMS DIGESTIFS

Ils ont été décrits par POUCHET (1847) de la façon suivante : « Huit « estomacs vésiculiformes, isolés, ovoïdes disposés symétriquement « tout autour de l'intestin et communiquant avec lui à l'aide d'un « court canal qui se trouve à la réunion du tiers antérieur et des « deux tiers postérieurs de la région interne. Ces huit cavités repré- « sentent autant d'estomacs et peuvent être assimilées aux vésicules « aspirantes décrites par TRÉVIRANUS, RAMSDORF, MECKEL, NEWPORT « et LACORDAIRE chez plusieurs Insectes appartenant à l'ordre des « Diptères. »

Ces renseignements sont exacts : ces organes sont situés dans le thorax et ont une forme globuleuse et verruqueuse, ils mesurent 0 mm. 5 dans leur plus grande longueur. Au point de vue de la constitution histologique, THOMPSON (1905) signale que les cellules sont transparentes ou polygonales, presque égales en long et en large et qu'elles ont une substance intercellulaire considérable. Quoique la surface des poches paraisse noueuse, on ne peut trouver, dit-il, de fibres musculaires. Les coupes montrent que ces cellules sont semblables à celles de l'intestin moyen, très vacuolaires dans l'épaisseur.

La paroi des cœcums est constituée d'une mince basale et d'une couche épithéliale continue. Les cellules constituantes sont assez plates, polygonales, de dimensions fort grandes : longueur 100 μ , épaisseur 30 μ . Le protoplasme est granuleux, acidophile et bordé par un plateau strié. Il contient des vacuoles et émet des boules de sécrétion. Le noyau est semblable à celui des cellules épithéliales de l'intestin moyen (dimension 15 μ). Dans le noyau, la chromatine est disposée en grains de grosseur variable et il existe un gros nucléole plasmatique.

d) L'INTESTIN MOYEN PROPREMENT DIT

C'est un organe cylindrique qui s'étend en arrière jusqu'au sixième segment de l'abdomen. Comme chez l'adulte il est soutenu par des trachées, Sa longueur est de 4 mm. Sa largeur est en moyenne de 300 μ . Sa forme est celle d'un tube rectiligne à paroi assez épaisse. Vue sur le vivant

cette paroi paraît constituée d'anneaux successifs assez minces dont nous étudierons plus loin la signification.

Sur les coupes longitudinales, on distingue en allant de l'intérieur à l'extérieur, d'abord une couche musculaire mince et discontinue : disposition qui s'oppose nettement à celle que nous verrons dans l'intestin postérieur. Cette couche musculaire est constituée par des fibres longitudinales externes paraissant avoir moins d'importance que les fibres circulaires internes, très fines cependant, mais qui s'enfoncent assez profondément entre les cellules épithéliales. Ces fibres circulaires constituent par leurs contractions les anneaux transversaux que nous avons signalés. On trouve ensuite une couche basale sur laquelle repose l'épithélium constitué de cellules qui à première vue paraissent toutes semblables. D'après Van GEHUCHTEN, on distingue facilement dans l'intestin, à l'état frais, la zone absorbante et la zone sécrétante. Cette dernière est blanche, opaque et granuleuse, tandis que la zone absorbante est plus transparente. Cette distinction des deux zones se fait beaucoup plus nettement si l'on utilise certains procédés histo-physiologiques d'investigation.

On peut démontrer l'existence de deux types cellulaires dans l'intestin en faisant absorber aux larves des repas de pulpe de pomme imprégnée d'une solution de lactate de fer. Après fixation à l'alcool absolu ou au formol à 10 p. 100, inclusion et coupes, on pratique la réaction du bleu de Prusse au ferrocyanure de potassium et acide chlorhydrique. Cette réaction permet de révéler une zone située dans la partie moyenne et postérieure de l'intestin moyen colorée en bleu et qui est la zone absorbante. Le reste de l'épithélium intestinal est constitué par les cellules sécrétantes qui n'absorbent pas le fer.

LES CELLULES SÉCRÉTANTES. — Ces cellules sont situées dans les cœcums digestifs, dans la partie antérieure et moyenne de l'estomac ; de plus, on en trouve quelques-unes dans la partie postérieure de l'intestin moyen immédiatement en avant de la valvule pylorique. Ces cellules, vues en coupe parallèle à la paroi, ont une forme polygonale (dimensions moyennes 50 μ , épaisseur 30 à 40 μ). Le protoplasma est granuleux surtout du côté qui est tourné vers la lumière intestinale et les grains qu'il contient sont assez fortement basophiles, moins toutefois que dans la région du proventricule. A l'état frais, on observe dans le protoplasme des grains blanchâtres et réfringents. Le protoplasme comprend trois couches : une couche externe sous-jacente au plateau striée et dans laquelle on trouve les racines ciliaires avec les corpuscules

basaux colorables à l'hématoxyline au fer, une couche moyenne à mailles lâches contenant des vacuoles, une couche reposant sur la basale et ayant une striation dans le sens de l'axe de la cellule.

La bordure striée du protoplasme est semblable à celle qui a été décrite plus haut à propos des cellules intestinales du proventricule. La longueur de la brosse présente quelques variations. Pour certains auteurs, la brosse est plus élevée à jeun qu'en période de digestion. En réalité, la longueur des cils n'est pas en relation avec l'activité cellulaire. Nous nous rallions plus volontiers sur ce sujet à l'opinion de C. CHAMPY (1911). Cet auteur a observé dans l'intestin de *Bufo* distendu par la nourriture des cellules fortement aplaties et dont la brosse est basse et au contraire, dans l'intestin vide, des cellules ayant repris leurs dimensions normales, leur surface du côté de la lumière est alors plus étroite et la brosse présente ainsi son maximum de longueur. Ces variations sont d'ailleurs peu marquées chez la larve dont l'intestin est toujours moyennement plein. Nous les verrons se manifester avec plus de netteté dans l'intestin moyen de l'adulte.

L'étude du cytoplasme montre des mitochondries extrêmement fines. Elles sont répandues dans tout le cytoplasme, mais particulièrement nombreuses au pôle de la cellule qui est située du côté de la lumière intestinale. Des chondriocentes basaux sont disposés perpendiculairement à la base de la cellule (pl. XV, fig. 12). Nous avons étudié l'appareil de Golgi par la méthode d'imprégnation argentique après fixation au formol-urane. Cette méthode révèle dans la partie apicale des cellules sécrétantes une ou plusieurs vacuoles (pl. XV, fig. 16) sphériques ou ovales situées entre le noyau et la bordure striée de la cellule. Par coloration post-vitale au rouge neutre on observe au voisinage du noyau de nombreuses petites vacuoles qui prennent le colorant.

Le noyau est rond, gros, un peu aplati, suivant le plan de l'épithélium, ses dimensions sont de 12 à 18 μ . Il possède un nucléole énorme plus ou moins coloré par les couleurs acidophiles. La chromatine est en grains disposés à la périphérie du noyau.

HISTOPHYSIOLOGIE DES CELLULES SÉCRÉTANTES. — Il y a lieu d'abord de donner la définition de la sécrétion et de l'excrétion. D'après RANVIER (1887), la sécrétion est l'élaboration dans le protoplasme d'une substance définie, l'excrétion est l'évacuation de cette substance hors de la cellule. On appelle cellule au repos une cellule dont l'activité ne se manifeste ni par l'excrétion ni par la sécrétion.

SÉCRÉTION. — Diverses opinions ont été émises sur la question de la sécrétion intestinale chez les Insectes. Pour Van GEHUCHTEN, le phénomène sécrétoire est entièrement cytoplasmique; le noyau ne joue aucun rôle. Pour FRENZEL (1882), c'est la cellule sécrétante qui est tout entière rejetée dans l'intestin avec son noyau. La question a été étudiée par MINGAZZINI (1899), elle a été depuis reprise par LÉGER et DUBOSCQ (1900) qui l'ont étudiée chez le Grillon.

Pour ces derniers auteurs, on distingue deux types de sécrétion : La sécrétion entièrement hyaline sans chromatine d'origine protoplasmique et sans liaison bien nette avec le noyau. La sécrétion à chromatine d'origine nucléaire, les grains de chromatine sécrétés étant généralement inclus dans le globe de sécrétion hyaline.

Nos observations sur la sécrétion intestinale chez la larve de *Culex pipiens* L. nous amènent à penser, nous aussi, qu'il faut considérer dans la sécrétion intestinale le rôle du protoplasme et celui du noyau.

I. Rôle du protoplasme. — Ce qui caractérise le protoplasme à la période sécrétrice, c'est une condensation et un aspect particulièrement basophile du cytoplasme au pôle apical de la cellule avec parfois la constitution d'une vacuole claire (pl. XIV, fig. 4). Cette zone basophile paraît souvent constituer une sorte de triangle dont le sommet touche la bordure striée et dont la base incurvée est accolée au pôle apical du noyau (pl. XIV, fig. 5).

II. Rôle du noyau. — D'après ce que nous venons d'indiquer, le noyau paraît présenter une action polarisante sur l'activité du protoplasme; à part cela, il paraît être souvent le siège de phénomènes importants; l'aspect de la chromatine est variable : parfois les grains sont fins et déliés; parfois au contraire, ils paraissent épais et massifs. Nous avons observé fréquemment une masse de chromatine sortant du noyau et contribuant au phénomène de sécrétion (pl. XIV, fig. 1). Le nucléole nous a paru former assez fréquemment des vacuoles destinées à la sécrétion; maintes fois nous l'avons vu se dédoubler. Parfois, il est en bissac et semble émettre un grain plus fortement coloré que lui. Enfin un certain nombre de fois nous avons constaté l'émission de cette sécrétion nucléaire dans le cytoplasme avec quelques grains de chromatine, ce qui fait penser que le nucléole joue, lui aussi, un rôle dans la formation des ferments digestifs (pl. XIV, fig. 2, fig. 8).

A la suite de LÉGER et DUBOSCQ, nous avons cherché si l'on pouvait observer une variation dans la colorabilité du nucléole en rapport avec

la sécrétion. Nous avons constaté que le nucléole était parfois métachromatique, d'autres fois acidophile, mais il nous a été impossible de tirer de cette constatation une conclusion ferme. Signalons, en outre, que nous n'avons pas observé dans le noyau de la cellule sécrétante de l'intestin de cristalloïdes analogues à ceux qui ont été observés par LÉGER et DUBOSCQ chez le Grillon.

EXCRÉTION. — Nous décrirons ici, les images que nous avons observées. Ces résultats, à vrai dire, sont assez variables. Nous nous rendons parfaitement compte que les phénomènes d'excrétion que nous avons constatés sont forcément modifiés dans leur apparence par la fixation. Aussi signalerons-nous les techniques employées. Nous pouvons présenter nos résultats en deux groupes : ceux qui sont obtenus avec comme fixateurs, l'alcool ou le liquide de Sémichon et ceux qui sont obtenus avec le liquide de Duboscq-Brasil.

A) Après la fixation à l'alcool ou au liquide de Sémichon, cette masse sécrétée, qu'elle soit d'origine protoplasmique ou nucléaire ou formée des deux éléments réunis, se trouve située au pôle apical de la cellule. Elle s'ouvre un chemin entre les stries du plateau qui paraissent alors effacées et elle constitue une boule basophile granuleuse contenant parfois une vacuole claire qui tombe dans la lumière intestinale. Les dimensions de ces boules varient de 5 à 10 μ . Il arrive que le protoplasme forme une petite saillie arrondie dans un interstice de la bordure striée, puis on observe l'émission de petites masses basophiles entre les filaments simplement écartés (pl. XIV, fig. 9). Parfois on constate la formation d'une sorte d'hiatus de la bordure striée par où les produits de sécrétion se déversent dans la lumière intestinale ou plus exactement dans une sorte de vacuole de la membrane péritrophique. Il semble qu'à ce moment, la membrane vésiculaire qui entoure le protoplasme est rompue sous l'action de la pression intérieure et que le contenu de la vésicule se répand à l'extérieur.

B) Les images observées avec le liquide de Duboscq-Brasil comme fixateur ne nous ont pas paru présenter de phénomènes d'émission de boules sarcodiques de sécrétion, ce qui jette un doute sur la valeur des images observées avec les autres fixateurs, les sécrétions vésiculaires résultant le plus souvent d'artefacts.

Nous avons vérifié avec le liquide de Duboscq-Brasil que la zone apicale de la cellule est claire dans la cellule au repos (pl. XIV, fig. 3). On observe au début de la sécrétion une condensation du cytoplasme apical et la présence de vacuoles claires. Nous avons pu avec cette technique

vérifier également le fait de l'émission de grains de chromatine par le noyau et aussi l'émission du nucléole qui prend part avec les grains de chromatine à la constitution de la sécrétion. En somme, la sécrétion et l'excrétion paraissent être des phénomènes d'activité cellulaire et nos constatations nous amènent à des idées très différentes de celles qui sont soutenues par FRENZEL sur la chute des cellules sécrétantes elles-mêmes dans la lumière du tube digestif. Ce fait peut exister selon toute vraisemblance, mais il doit être fort rare. Dans les nombreux examens du tube digestif que nous avons pratiqué, nous n'avons vu, en effet, qu'un très petit nombre de cas où ce mode de sécrétion pouvait être soupçonné, nous n'en avons pas fait de dessins, car nous étions peut-être en présence d'artefacts et les faits ne paraissaient pas assez nettement établis.

LES CELLULES ABSORBANTES. — Ces cellules se trouvent situées dans la partie moyenne et postérieure de l'intestin moyen.

Au premier abord, ces cellules elles-mêmes ne se distinguent pas beaucoup des autres; par contre, la disposition de l'épithélium dans la zone absorbante diffère sensiblement de celle que nous avons observée dans les deux tiers antérieurs de l'intestin moyen. Tandis que dans cette zone le bord de la lumière intestinale était sensiblement rectiligne, ici nous voyons que ce bord vu en coupe longitudinale présente une série de plis transversaux qui constituent autant de petites villosités, chaque villosité étant constituée d'une, deux ou trois cellules absorbantes.

Ces cellules reposent sur une basale et une double couche musculaire : une couche longitudinale externe et une couche circulaire interne. Les dimensions des cellules absorbantes sont de 40 μ , leur épaisseur est de 40 à 50 μ . Le cytoplasme est granuleux, faiblement basophile. Il est limité par une bordure striée comme dans les cellules sécrétantes. Au-dessous de cette bordure on observe une zone où le cytoplasme est clair parfois finement strié parallèlement à la direction des cils. Cette région correspond à la zone sous-basale décrite par NICOLAS (1894) dans la cellule intestinale des Vertébrés. Au niveau du noyau le protoplasme devient vacuolaire et les vacuoles deviennent de plus en plus nettes à mesure que l'on avance vers la partie basale de la cellule (pl. XIV, fig. 6).

On observe des mitochondries assez grosses à la base de la cellule et au pôle apical un grand nombre de grains mitochondriaux extrêmement fins (pl. XV, fig. 15). L'appareil de Golgi, coloré par la technique de Cajal, montre entre le noyau et la bordure striée un assez grand nombre de vésicules imprégnées par l'argent, plus fines et plus nombreuses que

les vésicules observées dans les cellules sécrétantes (pl. XV, fig. 18). Dans ces cellules, la coloration post-vitale au rouge-neutre montre, au voisinage du noyau et généralement à un de ses pôles, de nombreuses petites vacuoles ayant pris le colorant. Il nous est impossible de savoir si ces éléments correspondent ou non à ceux qui sont imprégnés par l'argent dans la technique de Cajal. L'intestin de la larve ne paraît pas constituer un matériel de choix pour ce genre d'études.

Le noyau est plus petit que celui des cellules sécrétantes. Ses dimensions sont de 10 à 12 μ , la chromatine est située principalement à la périphérie. Le nucléole est nettement acidophile. Ses dimensions sont de 3 à 4 μ .

Le vrai moyen de déterminer l'aspect caractéristique de ce type de cellule est d'étudier son histophysiologie, c'est-à-dire de regarder dans ces cellules les modifications qu'apportent le fonctionnement. Cette chose est facile, car ces cellules sont perpétuellement en activité, la digestion étant un phénomène permanent chez la larve.

HISTOPHYSIOLOGIE DES CELLULES ABSORBANTES. — Les cellules de cette zone sont souvent groupées, avons-nous dit, sous forme de villosités transversales par rapport à la longueur de l'intestin. Ces villosités paraissent avoir un caractère temporaire, car on les trouve sur certaines coupes et non sur d'autres. Elles sont vraisemblablement formées par les contractions intestinales. On peut observer, en effet, sur certaines coupes que les cellules absorbantes sont disposées à plat, ce qui ne les empêche pas d'être pleines de grains alimentaires. Le fait que ces cellules sont absorbantes est prouvé, par la constatation de la présence du bleu de Prusse après un repas additionné de lactate de fer et un traitement par le ferrocyanure de potassium et l'acide chlorhydrique sans démasquage préalable.

Quels sont les caractères histologiques qui distinguent les cellules absorbantes ? Ces caractères s'observent principalement, avons-nous dit, en étudiant la cellule en fonctionnement. Nous allons décrire les phénomènes qui se passent dans le protoplasme au cours de l'absorption du fer. En examinant la partie postérieure de l'intestin moyen, on constate la présence dans la lumière intestinale d'une masse continue de nourriture colorée en bleu par la réaction du bleu de Prusse. Cette masse est séparée de l'épithélium intestinal par l'entonnoir et par l'épaisseur de la membrane péritrophique granuleuse et parfois légèrement bleutée à cause de la présence de sels de fer. On observe généralement quelques

grains riches en fer entre les filaments du plateau des cellules absorbantes. Dans certaines cellules, la zone striée du protoplasme qui fait suite aux filaments est légèrement colorée en bleu après réaction du bleu de Prusse. A ce niveau le réseau protoplasmique paraît épaissi et il semble que les liquides absorbés ont imprégné et teinté la substance même du protoplasme. Au niveau du noyau et au-dessous de lui nous voyons des vacuoles centrées d'un grain bleu qui est du fer libre. On observe fréquemment que le nucléole est très fortement coloré en bleu.

Parfois les vacuoles protoplasmiques sont extrêmement nombreuses et très petites autour du noyau et immédiatement au-dessous, et semblent colorer le protoplasma d'une teinte finement bleutée. Si on les examine à l'immersion, on voit qu'en réalité, il s'agit de nombreuses petites vacuoles incolores dont le centre est marqué par un grain bleu extrêmement petit, mais de teinte très accusée. A la partie moyenne et basale de la cellule, ces vacuoles sont souvent beaucoup plus grandes : elles ont une dimension de 2 à 3 μ et sont encore centrées par un grain bleu, mais il est de forme irrégulière et d'assez forte dimension. Il semble alors qu'il s'agit là non de particules alimentaires solides qui ne peuvent traverser l'entonneur et la membrane pérityphique; mais plutôt de la coalescence de plusieurs petites vacuoles. Ces constatations sont à comparer avec celles de C. CHAMPY (1911) chez les Batraciens.

« Le fer, dit cet auteur, pénètre rapidement entre les poils de la « brosse, puis entre les corpuscules basaux, après 3 ou 4 heures on le retrouve dans les boules situées aux environs des noyaux ». CHAMPY n'a pas observé de fer libre dans la zone sous basale. « Les essais de la « libération du fer ont donné, ajoute-t-il, une teinte bleue dans le cyto- « plasma hyalin, ce qui semble prouver que le fer y est énergiquement « combiné. Le fer libre disparaît au voisinage de la brosse et réapparaît « dans les plastes près du noyau. Il doit donc traverser la zone inter- « médiaire à l'état combiné. » Par ailleurs, MAC CALLUM (1894) et CHAMPY ont observé du fer libre dans les vacuoles. Il semble que les choses soient différentes chez la larve de *Culex pipiens* L.

En effet, au point de vue de l'absorption du fer libre dans le cytoplasme hyalin, dans les cas étudiés, le fer nous a paru être visible sans démasquage aussi bien dans le cytoplasme apical que dans les vacuoles de la base de la cellule. La suite de cette étude de l'absorption montrera que ce fait méritait d'être signalé. Nous avons vérifié aussi le fait observé par CUÉNOT (1898) de la localisation du fer dans le nucléole. Le fer absorbé

en nature existe dans le nucléole à l'état métallique et il est décélable sans démasquage préalable. Il y a lieu de noter ici le fait que le fer libre se retrouve dans l'épithélium intestinal et dans les tubes de Malpighi, mais non ailleurs; si on veut le rechercher dans le reste de l'organisme étudié, il faut pratiquer le démasquage à l'alcool acide.

Digestion intracellulaire. — La description que nous venons de faire pour l'absorption du fer libre à l'état de composé métallique ne s'applique qu'aux aliments simples absorbés en nature. Leur digestion intracellulaire nous a paru comporter seulement des phénomènes d'absorption au contact du protoplasme cellulaire, puis, ces substances comme l'a indiqué C. CHAMPY se libèrent ou se concentrent au contact des mitochondries et des plastes et on les retrouve dans les vacuoles du cytoplasme.

Les phénomènes de digestion intracellulaire sont beaucoup plus difficiles à interpréter, dans certains cas, lorsque la molécule de l'aliment absorbé est détruite dans la cellule et qu'au cours de la digestion intracellulaire il se forme des substances nouvelles, des graisses, par exemple, comme dans la digestion expérimentale du sang.

Expérimentation au sujet de l'absorption intestinale de divers aliments chez la larve. — Nous avons désiré étudier en particulier quelle pouvait être la nature des vacuoles claires que nous avons observées dans la cellule absorbante de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur de la larve. Au cours de nos recherches, après ingestion de nourriture sucrée mélangée de lactate de fer mis en évidence par la réaction du bleu de Prusse, nous avons vu le cytoplasme imprégné de cette substance dans toute l'étendue de la cellule, nous avons observé que les vacuoles étaient généralement centrées par un point bleu : c'étaient donc des vacuoles alimentaires contenant le fer absorbé. Il était intéressant de rechercher le sucre dans les substances remplissant les vacuoles. Nos essais de détermination de ce corps par la réaction de Molisch au thymol et à l'acide sulfurique n'ayant abouti qu'à colorer en masse toute la préparation, nous avons abandonné ces recherches et avons donné notre attention à la digestion d'autres aliments.

Nous avons voulu faire absorber des graisses aux larves, cela ne nous a pas été possible : en effet, les larves mangent surtout au fond de l'eau, elles ne peuvent donc absorber qu'une nourriture assez dense. Or les graisses surnagent; d'autre part, il arrive qu'une gouttelette de graisse bouche l'extrémité du siphon respiratoire de la larve et, dans ce cas, celle-ci meurt. Ces essais n'ayant pas réussi, nous avons dirigé nos obser-

ventions sur la digestion intracellulaire d'une substance que nous avons utilisée comme nourriture des larves dans nos expériences au sujet de leur biologie : le caillot sanguin cuit.

Cet aliment va au cours de sa digestion intracellulaire subir une véritable désintégration et une reconstitution dans un nouvel état chimique, de telle sorte que les produits absorbés pourront être utilisés dans l'économie de l'Insecte.

Les faits que nous allons observer se rapprochent-ils de ceux qu'a observés C. CHAMPY (1911) chez les Batraciens, dans l'absorption des aliments complexes ? Les substances ingérées, d'après cet auteur, passent dans la zone apicale de la cellule, sont absorbées par le cytoplasme hyalin et décomposées de telle sorte qu'il est impossible, à ce moment, de les mettre en évidence. Il se produit alors à l'intérieur de la cellule des phénomènes de synthèse au contact des plastes et des mitochondries. Aux dépens des éléments absorbés se constituent alors de nouvelles substances, telles que les graisses, visibles dans des vacuoles, qui se déversent ensuite dans les espaces intercellulaires.

Pour étudier ces phénomènes d'absorption d'aliments complexes, nous avons choisi, comme nous l'avons indiqué, un exemple qui nous a paru devoir être intéressant : la digestion expérimentale du sang. Il est facile de faire absorber aux larves cette nourriture sous forme de caillots de sang cuits et finement pulvérisés. L'étude de la digestion intracellulaire du sang, nous permettra de voir la formation des graisses aux dépens de l'hémoglobine et la localisation du fer absorbé.

Nous réservons pour le chapitre IV, traitant de la digestion du sang chez l'adulte, une revision des études qui ont déjà été faites sur la digestion du sang chez les animaux hématophages. Nous allons exposer ici sans autre préambule le résultat de nos expériences chez la larve.

Etude de la digestion de caillots de sang cuits. — Nous avons fixé les larves au liquide de Flemming pour rechercher la formation des graisses dans les cellules absorbantes de l'intestin. Il est nécessaire pour les déceler de pratiquer la fixation avec du liquide de Flemming préparé extemporanément.

L'étude de la digestion des caillots de sang ainsi pratiquée montre les faits suivants. On observe la présence de graisses dans certaines cellules de l'intestin moyen, mais non dans toutes. Ces cellules, dans les préparations que nous avons obtenues, se trouvent à la partie moyenne de l'organe. En étudiant les cellules de la bordure en brosse, à la basale, on constate

dans de nombreux cas la présence de fines gouttelettes de graisse allongées entre les filaments de la bordure (ces gouttelettes sont d'un noir de jais indiquant la réduction complète de l'acide osmique), puis des gouttelettes rondes de taille variable dans la partie apicale de la cellule, certaines très petites, de taille légèrement supérieure à celle d'une mitochondrie, la plupart du temps d'une dimension de 2μ , (ces gouttes sont un peu moins noires que les premières), enfin dans certains cas, le pôle apical de la cellule est rempli d'énormes boules de graisse dont la dimension peut atteindre 12 à 15 μ . Un premier fait à signaler est la formation de graisse au pôle apical de la cellule. Il est probable que l'hémoglobine dissoute traverse l'entonnoir et subit entre cet organe et l'épithélium intestinal au sein de la membrane péritrophique l'action de sucs digestifs. L'action de ces sucs est dans certains cas suffisante pour décomposer l'hémoglobine en ses éléments simples. Ceci expliquerait que la synthèse des graisses puisse se faire au contact des filaments de la bordure en brosse; ces derniers joueraient alors le rôle attribué par C. CHAMPY aux mitochondries et aux plastes dans la cellule intestinale des Batraciens (pl. XVI, fig. 25).

Il importe de signaler que les globules graisseux que nous trouvons dans la partie apicale de la cellule ont parfois quelque ressemblance au point de vue de l'aspect et de la disposition avec l'appareil de Golgi après imprégnation argentique. Ce fait est à rapprocher de la constatation faite par DORNESCO (1929) dans la glande hépatique de *Lacerta viridis* : au cours de la digestion des graisses, cette substance s'accumule dans la zone de Golgi de la cellule hépatique.

D'autre part, si l'hémoglobine est décomposée entre l'entonnoir et l'épithélium, nous devons trouver aussi du fer dans la cellule intestinale. La recherche directe par la méthode au bleu de Prusse et au bleu de Turnbull est négative sans démasquage. Le fer n'existe donc pas à l'état libre. Nous l'avons cherché après un long démasquage par l'alcool acide chlorhydrique à 3 p. 100 et l'avons décelé par les deux méthodes précitées de recherche du fer. Nous n'avons naturellement pas pu mettre en évidence le fer dans les hématies contenues dans la lumière intestinale, ni dans les liquides imprégnant la membrane péritrophique, entre l'entonnoir et la cellule pas plus d'ailleurs que dans la bordure en brosse; le fer n'existe en effet, dans ces régions qu'à l'état de solution d'hémoglobine, composé organique qu'on ne peut arriver à dissocier par les procédés histo-chimiques. Le fer ne peut être décelé, comme les graisses, au niveau des

filaments de la bordure striée, mais c'est à ce niveau que se produit vraisemblablement la désintégration de l'hémoglobine puisque le fer peut être démasqué dès son entrée dans le cytoplasme cellulaire qui est immédiatement au-dessous de la bordure en brosse, on le trouve également dans tout le reste de la cellule, dans le noyau et dans le nucléole (pl. XVI, fig. 24).

Il semble donc que les processus digestifs de l'absorption d'aliments complexes chez la larve de *Culex pipiens* L. diffèrent considérablement de ceux qui ont été décrits par C. CHAMPY chez les Batraciens. Chez ces derniers animaux, on observe dans les cellules intestinales absorbantes après ingestion d'aliments complexes, d'une part une zone apicale dans laquelle les aliments sont « combinés » au cytoplasme hyalin et ne peuvent être mis en évidence; on constate, d'autre part, au contact des mitochondries et des plastes la formation de « substances nouvelles » produites par la digestion intracellulaire et qui sont déversées dans le sang.

Chez la larve de *Culex pipiens* L., au contraire, il semble que la digestion commence plus tôt et s'effectue en deux temps. Un premier temps est extracellulaire et se produit sous l'action des sucs digestifs entre l'entonnoir et le cytoplasme cellulaire. Il consiste en la désintégration des sucs alimentaires passés dans la membrane péritrophique et qui sous l'action des sucs digestifs sont décomposés. Les substances nutritives ainsi mises en liberté peuvent donner dès le contact avec les filaments de la bordure striée des « substances nouvelles ». Nous avons vérifié ce fait pour les graisses dont la synthèse se produit à ce niveau pendant la digestion du sang. La molécule hémoglobine ainsi disloquée met également en liberté son fer au niveau de cette même bordure striée, car ce métal devient décelable dès sa pénétration dans le cytoplasme apical immédiatement au-dessous de la brosse. Dans un deuxième temps, les substances nouvelles et assimilables sont absorbées dans la cellule à l'intérieur de laquelle se produit la digestion intracellulaire. Nous ne voulons pas dire, en effet, que la digestion est ici purement extracellulaire et que le rôle de la cellule est seulement d'absorber. Il est vraisemblable au contraire que ces substances absorbées dans le cytoplasme cellulaire y subissent de nouvelles transformations, d'ailleurs difficiles à mettre en évidence au point de vue histochimique. Ces transformations sont destinées à produire ces substances « quasi-spécifiques » et individuelles, dont parle BERLÈSE (1909), précisément

adaptées [à faire partie de l'organisme auquel appartient la cellule digérante ».

Il existe donc chez la larve des phénomènes cytologiques de digestion différents de ceux qu'a décrits C. CHAMPY : processus accélérant la digestion, puisque la désintégration de la substance ingérée et sa transformation se font avant son absorption même. Cette accélération est due chez la larve de *Culex pipiens* L. à l'existence de l'entonnoir et de la membrane péritrophique, ces premiers phénomènes digestifs se produisant dans l'espace compris entre cet entonnoir et l'épithélium intestinal.

CELLULES DE REMPLACEMENT. — Pour terminer la description des cellules dont nous avons constaté la présence dans l'épithélium intestinal, il nous reste à dire un mot des cellules de remplacement. Ce sont de petites cellules constituées d'un noyau ovalaire de 5 à 10 μ fortement chromatique et d'une quantité infime de protoplasme. Ces cellules se trouvent entre les cellules épithéliales du côté qui repose sur la basale et sont fort différentes par leur taille et leur forme des cellules musculaires de l'intestin et aussi des cellules épithéliales. Si l'on examine les coupes tangentielles à la paroi intestinale, on constate que ces cellules sont, soit isolées, soit disposées en chapelet de trois ou quatre éléments entre les cellules épithéliales. Quel est le rôle de ces cellules ? D'après certains auteurs, ce serait des cellules de remplacement analogue aux nids de cellules que l'on observe chez les Insectes en général. On ne constate jamais dans l'épithélium intestinal de caryocinèse ou de divisions directes ; si donc une cellule sécrétante tombe tout entière dans la cavité intestinale, comment peut se faire ce remplacement ? D'après FRENZEL, ce phénomène se produirait assez fréquemment, pour VAN GEHUCHTEN, ce fait serait très rare et cet auteur ne conçoit pas comment une de ces petites cellules pourrait remplacer une énorme cellule épithéliale déhiscence. A notre avis, ces petites cellules sont simplement des cellules embryonnaires destinées à constituer l'intestin de l'adulte après la destruction de l'épithélium de la larve pendant le stade pupal (pl. XIV, fig. 10).

III. — L'Intestin postérieur

Il se divise en quatre parties : la valvule pylorique, l'intestin grêle, le gros intestin et le rectum.

a) LA VALVULE PYLORIQUE

L'intestin postérieur est séparé de l'intestin moyen par la valvule pylorique. On peut caractériser cette zone en disant qu'elle correspond au point où se produit l'abouchement dans l'intestin des tubes de Malpighi qui sont au nombre de cinq, se dirigeant en avant le long de la partie absorbante de l'intestin moyen et s'étendant en arrière jusqu'à la partie postérieure du corps. En réalité, si on étudie avec soin une coupe longitudinale intéressant cette zone de transition on observe la disposition suivante.

On trouve dans la région où se termine l'épithélium de l'intestin moyen un certain nombre de cellules sécrétantes. Leur sécrétion remplace ici celles des glandes digestives que l'on trouve à ce niveau chez d'autres Insectes. Un bourrelet de cellules de l'intestin moyen descend en forme de pli circulaire dans l'intestin postérieur. C'est en ce point et au milieu de cet épithé-

lium de l'intestin moyen que débouchent les tubes de Malpighi. Au-dessous de ce bourrelet, on voit l'épithélium intestinal changer d'aspect et constituer une petite gorge circulaire au-dessous de la terminaison de l'intestin moyen. Cette gorge vue en coupe se termine par une frange fine qui pend dans la lumière de l'intestin postérieur à l'état de vacuité et qui peut disparaître si l'organe est distendu par le passage de la bouillie alimentaire.

Les cellules constituant ce dernier repli ont des caractères différents



FIG. VII. Larve de *Culex pipiens* L. Valvule pylorique; M, intestin moyen; TM, tubes de Malpighi; V, valvule; II, iléon; E, entonnoir.

de ceux des cellules de l'intestin moyen auxquelles elles font suite : elles sont plus petites, plates, leur protoplasma est granuleux, plus basophile, leur noyau est très petit. Au niveau du bord libre de la frange elles sont aplaties. On observe dans la partie terminale de l'intestin moyen l'existence d'un sphincter musculaire constitué par quelques fibres circulaires marquant un léger étranglement. Cet organe est très minime et comme nous le verrons par la suite la fermeture entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur est assurée surtout par la tunique musculaire de l'intestin grêle. Quoiqu'il en soit, cet ensemble de deux replis et de la gorge circulaire qu'il détermine porte le nom de valvule pylorique. Cette valvule fait-elle partie de l'intestin moyen ou de l'intestin postérieur ? L'étude embryologique de cette région montre que les tubes de Malpighi se forment aux dépens du fond proximal de proctodeum. Le changement d'aspect des cellules de l'épithélium qui borde la valvule semblerait prouver aussi qu'après l'abouchement des tubes de Malpighi, le tube intestinal fait partie de l'intestin postérieur, mais par ailleurs deux faits laissent planer un doute. C'est seulement, en effet, après la deuxième frange valvulaire que commence le revêtement chitineux caractéristique de l'intestin postérieur. Ce revêtement vu en coupe transversale forme de nombreux plis, généralement au nombre de cinq. Notons qu'on n'y observe aucune trace de piquants analogues à ceux que l'on trouve à ce niveau dans l'intestin postérieur de l'imago. Signalons ensuite que c'est seulement à partir du début de ce revêtement chitineux que l'on voit l'intestin grêle entouré d'une couche épaisse de muscles, forte et continue, fait qui différencie nettement cet organe de l'intestin moyen autour duquel la tunique musculaire est très lâche et très discrète. En somme, on peut dire que la valvule pylorique est une zone de transition entre le ventricule chylique et l'intestin postérieur : opinion basée non seulement sur les faits précités, mais encore sur le rôle physiologique de cet organe.

b) L'INTESTIN GRÊLE OU ILÉON

Il s'étend en arrière jusqu'au huitième anneau de l'abdomen. Il est caractérisé par un revêtement musculaire constitué d'une couche interne circulaire épaisse qui fait suite à celle de l'intestin moyen et d'une couche longitudinale externe très mince. La couche des cellules épithéliales est recouverte d'une intima chitineuse ; elle est très fine, plissée transversalement d'une façon irrégulière quand l'intestin grêle est vide, aplatie quand il est plein. Les cellules qui constituent l'épithélium sont très

petites sans limites cellulaires bien nettes. Le protoplasma est granuleux, basophile. Les noyaux sont de petites dimensions analogues comme forme à ceux d'un fibroblaste; ils sont allongés dans le sens de l'intestin et extrêmement minces. Entre l'épithélium et la tunique musculaire existe une couche conjonctive lâche.

Les trois caractères principaux de cette partie de l'intestin sont l'importance des tuniques musculaires, l'intima chitineuse et enfin la

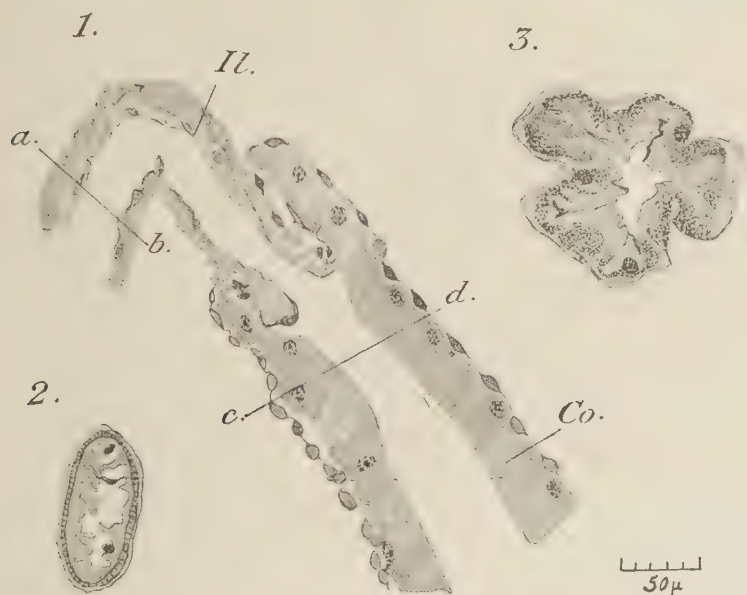


FIG. VIII. Larve de *Culex pipiens* L. 1) Intestin postérieur; II, iléon; Co, colon. 2) Coupe de l'iléon suivant la ligne *ab*. 3) Coupe du colon suivant la ligne *cd*.

sinuosité de l'ensemble de l'organe. Sur les coupes transversales l'intestin grêle lorsqu'il est vide présente un aspect étoilé.

c) LE GROS INTESTIN OU COLON

Il est situé dans le huitième anneau de l'abdomen. Son tracé est longitudinal. L'abouchement de l'intestin grêle dans le colon présente un aspect valvulaire. En réalité, il n'y a ni sphincter, ni valvule. Cet aspect provient d'une part de la pénétration de l'intima de l'intestin grêle dans le gros intestin sous forme d'une frange à plis multiples et d'autre part de la différence de structure des deux organes, différence qui peut faire prévoir un changement de fonctions. Tandis que la tunique musculaire

du grêle implique un rôle mécanique, ici, nous constatons que cette tunique est très diminuée dans sa puissance. Elle a un aspect réticulé constitué par des muscles circulaires espacés les uns des autres très nets et assez forts et des muscles longitudinaux, tractus extrêmement fins reliant les épaississements des muscles circulaires. L'épithélium est morphologiquement la partie la plus importante du colon il est constitué d'une couche de cellules très grosses de 40 à 50 μ , qui, lorsque l'organe est vide, se présentent sur les coupes transversales avec une disposition étoilée. Le nombre des plis est de 4 à 5. Les parois sont épaisses. Leur largeur paraît conditionnée par la disposition de la couche musculaire; au niveau de l'épaississement des muscles circulaires, l'épithélium est mince, entre ces points, l'épithélium est au contraire plus épais. L'épithélium et la couche musculaire sont séparés par une basale. Le protoplasme de la cellule épithéliale est nettement divisé en deux régions : une couche profonde dense, granuleuse, légèrement basophile, une couche superficielle du côté de la lumière intestinale claire, acidophile et paraissant fasciculée. On peut lui reconnaître un aspect de bordure striée ressemblant à celle des cellules de l'intestin moyen; mais tandis que ces dernières ont un plateau strié nettement différencié et composé de filaments d'une extrême finesse, il semble qu'il s'agit seulement ici d'une disposition fasciculée du protoplasma dont les filaments sont très gros et très irréguliers. La face de la cellule qui est tournée vers la lumière intestinale est recouverte par l'entonnoir. La base des stries ou des faisceaux protoplasmiques se perd dans le protoplasma dense et granuleux à la partie moyenne de la cellule. Notons, en outre, que la partie du protoplasme qui s'appuie sur la membrane propre présente un très grand nombre de fines vacuoles analogues à celles de la cellule absorbante de l'intestin moyen (pl. XIV, fig. 7).

Les mitochondries ont un aspect tout à fait particulier et permettent de distinguer dans le cytoplasme deux zones : dans la partie qui est du côté de la lumière intestinale, le chondriome se présente sous l'aspect de très gros chondriocontes orientés perpendiculairement à la lumière intestinale, dans la partie profonde du cytoplasme, il existe des mitochondries également de forte taille (pl. XV, fig. 14). Le noyau est gros : 18 à 20 μ , sa chromatine est disposée contre la membrane nucléaire. Le nucléole est de taille moyenne.

Quel est le rôle de ces cellules ? Nous n'y voyons pas de figures de sécrétion. Nous observons, au contraire, des phénomènes d'absorption :

dans nos expériences de repas au lactate de fer, le bleu de Prusse se trouve assez fréquemment à l'état de grains extrêmement fins dans la partie striée et dans la partie vacuolaire du protoplasme.

d) LE RECTUM

Les cellules du colon se différencient graduellement pour passer à celles du rectum. Les cellules sont plus petites et constituent une paroi délicate autour de laquelle cependant la couche musculaire est assez épaisse. Les cellules ne paraissent pas avoir de plateau strié, leur cuticule chitineuse est très mince, elle est fortement plissée dans le sens de la longueur. Le protoplasme est assez réduit, car ces cellules sont très plates. Les noyaux sont aplatis, allongés dans le sens de la cellule et la chromatine est assez dense. En somme, cet organe présente au point de vue de sa structure quelque analogie avec l'œsophage.

À l'ouverture postérieure du rectum, on observe la présence de quatre folioles élégantes qui portent le nom de lames trachéales ou lames anales. Sur les coupes on observe que ces lames sont limitées par un hypoderme et une cuticule. L'hypoderme est mince, contenant quelques noyaux et un protoplasma granuleux. À l'intérieur on voit un petit tube trachéal très fin bordé de quelques cellules qui est dirigé suivant l'axe de la foliole. Entre la paroi et le tube trachéal, on n'observe qu'un semis éosinophile analogue à celui que l'on trouve dans l'hémocoèle. Il s'agit donc de liquide hématique. Cette opinion est prouvée par le fait parfois constaté de la présence de quelques cellules mobiles à proximité du tube trachéal.

Physiologie de la digestion

Les larves de *Culex* absorbent une nourriture solide de nature très variée constituée par les débris qui se trouvent soit en suspension dans l'eau, soit déposés dans le fond de leur gîte. On peut observer dans leur intestin les aliments les plus divers : microbes, protozoaires, débris de larves et toutes sortes de substances de nature végétale, animale ou même minérale fort difficiles à caractériser. Expérimentalement il est facile de nourrir les larves avec de la pulpe de fruits : pommes, bananes. On peut aussi obtenir de très beaux produits en les nourrissant avec du blanc d'œuf cuit coupé en fines lamelles, du jaune d'œuf cuit pulvérisé ou un caillot de sang solidifié par la cuisson, puis finement divisé; cependant dans certains cas, ces derniers modes de nourriture peuvent donner

une forte mortalité si le développement des microbes est trop intense dans ces milieux particulièrement sujets à la putréfaction.

Les phénomènes digestifs doivent être étudiés : a) dans l'œsophage; b) dans l'intestin moyen; c) dans l'intestin postérieur.

a) DANS L'ŒSOPHAGE

On observe surtout des phénomènes mécaniques : progression des aliments depuis la bouche jusqu'au proventricule. Cette progression est assurée par les contractions de la tunique musculaire œsophagienne. Les phénomènes chimiques se réduisent à l'action sur les aliments de la sécrétion des glandes salivaires.

b) DANS L'INTESTIN MOYEN

C'est dans cette partie du tube digestif que se passent les actes les plus importants de la digestion. Les causes des phénomènes mécaniques que l'on observe sont les mêmes que celles qui ont été reconnues dans l'œsophage. On constate, en effet, en étudiant les mouvements de l'intestin moyen sur le vivant que sa paroi est animée de mouvements de contraction transversale dus aux muscles circulaires. Ces contractions se produisent simultanément en différents points de l'intestin. On constate, en outre, les contractions longitudinales qui se propagent du début à la fin de l'organe en relation avec les contractions des muscles longitudinaux. Il y a lieu de signaler ici la présence de l'entonnoir et de la membrane péritrophique qui entourent le bol alimentaire de telle sorte que les aliments sont séparés de l'épithélium par ces deux membranes perméables. Ces membranes sont traversées dans les deux sens par les ferments digestifs allant vers les aliments et par les produits qui ont subi l'action de ces ferments, allant vers les cellules.

Rôle des cæcums. — Ces organes sont pulsatiles et jouent le rôle d'une pompe aspirante et refoulante : ils aspirent les liquides contenus dans l'intestin et les rejettent dans la cavité intestinale. Notons que ces mouvements d'aspiration se font à travers l'entonnoir et la membrane péritrophique. « Les contractions, dit **POUCHET (1847)**, se répètent pour chaque cæcum à 25 ou 30 secondes d'intervalle; en mettant une larve dans une solution de carmin d'indigo on voit au bout d'une demi-heure et quelquefois moins, que ces 8 estomacs sont gorgés de cette substance. »

Nous avons fait faire à des larves un repas coloré par le carminate

d'ammoniaque et à d'autres larves un repas coloré au rouge neutre. Nous avons observé qu'il fallait près de deux heures pour constater la coloration des cœcums. La différence de nos observations avec celle qui est citée plus haut vient peut-être du fait que les aliments n'étaient pas très fortement teintés. La coloration de l'intestin moyen dans les deux cas était moins forte que celle du contenu des cœcums. Après ces repas, nous avons mis les deux larves dans l'eau claire : après 18 heures, les cœcums gastriques étaient encore teintés ; l'intestin moyen avait perdu sa coloration. Après 24 heures, la teinte des cœcums avait disparu. Les liquides absorbés par les cœcums y subissent donc un séjour assez long ; il est certain que ces mouvements de pompe ne vident pas et ne remplissent pas les sacs à chaque coup. Les contractions de ces organes assurent dans les cavités une sorte de brassage des suc progressivement absorbés et qui ne sont expulsés que petit à petit. Ils ressortent fortement mélangés avec des ferments digestifs sécrétés par les cellules des cœcums et vont jouer un rôle dans les phénomènes de digestion.

La digestion proprement dite se passe dans l'intestin moyen. Les aliments solides sont mélangés avec les liquides provenant des cœcums et ainsi déjà fortement chargés de ferments, ils vont subir, en outre, l'action des suc produits par les cellules sécrétantes nombreuses au début du ventricule chylifique. Le pH de l'intestin moyen varie entre 6 et 7.

Les suc traversent l'entonnoir, ils subissent entre cette membrane et l'épithélium une première digestion extra-cellulaire, ils sont ensuite absorbés dans la partie moyenne et postérieure de cet organe par les cellules absorbantes dans lesquelles s'effectue la digestion intracellulaire. De ces cellules, les produits de la digestion passent dans la cavité générale de l'Insecte. Nous avons constaté, en outre, leur passage dans les tubes de Malpighi étroitement accolés à la partie absorbante de l'intestin.

c) DIGESTION DANS L'INTESTIN POSTÉRIEUR

Digestion dans l'intestin grêle. — On constate en observant la larve vivante que la valvule pylorique s'ouvre de temps à autre et qu'un petit cylindre de nourriture gagne l'intestin postérieur ; il ne séjourne pas dans l'intestin grêle. La structure histologique de cet organe, sa cuticule chitineuse, ses cellules plates, pauvres en protoplasme paraissent en faire un organe impropre à l'absorption ou à la sécrétion. Son rôle mécanique est double. Il joue le rôle de sphincter : quand ce sphincter est fermé, il

arrête les aliments qui subissent dans la partie postérieure de l'intestin moyen les phénomènes d'absorption; quand il s'ouvre les aliments poussés par la « vis à tergo » entrent dans l'intestin grêle et progressent sous l'effet de ses contractions dans le gros intestin. D'autre part, sa flexuosité fait de lui un organe de liaison élastique entre l'intestin moyen et le gros intestin.

Digestion dans le gros intestin ou colon. — Cet organe à faible musculature et à gros épithélium reçoit les substances alimentaires ayant subi une première absorption intestinale et imbibées par les sucs digestifs de la partie postérieure de l'intestin moyen. Il reçoit, en outre, les produits de sécrétion et d'excrétion des tubes de Malpighi qui, d'après certains auteurs, joueraient un rôle important dans la digestion.

Il se produit une nouvelle absorption au niveau des grosses cellules épithéliales du gros intestin. Il ne semble pas, avons-nous dit, qu'il y ait en ce point de sécrétion, mais la disposition fasciculée et vacuolaire du protoplasme indique une fonction absorbante. Le fait est vérifié par nos expériences de nutrition au lactate de fer. De là, les matières alimentaires passent dans le rectum d'où elles sont évacuées. Il importe de signaler ici l'opinion que RACHKE (1888) a émis sur la physiologie de l'intestin postérieur au point de vue respiratoire dans son étude sur la larve de *Culex nemorosus*. A son avis, les papilles de l'intestin postérieur ont un rôle respiratoire. Il en donne pour preuve le développement énorme des trachées autour de ces organes. Cette fonction respiratoire nous a paru particulièrement intéressante à étudier au niveau des lames trachéales. Ce que nous avons vu de leur constitution anatomique, la présence à l'intérieur de ces organes d'une trachée et de plasma, semble le prouver.

d) LES LAMES TRACHÉALES OU LAMES ANALES

ENGEL (1924), qui étudie cette question chez de nombreux Insectes, pense que ces organes sont analogues aux papilles rectales de l'adulte. C'est aussi l'opinion de SADONES (1896). Quelle est la fonction de ces organes? Le rôle de ces papilles a été étudié par LEYDIG (1863) chez les Insectes adultes. CHUN (1876) l'a étudié chez la larve de la Libellule. Cet auteur attribue à ces lames une fonction sécrétoire.

SADONES et DEGENER (1904) signalent le rôle des trachées branchies dans l'excrétion du CO_2 et l'absorption d'oxygène par le sang entre les

deux lamelles trachéales. La fonction dominante serait plutôt l'excrétion du CO_2 qui s'exhalerait dans l'eau par l'action des cellules de revêtement. Le sang des Insectes en effet n'est pas chargé d'oxygène, mais il est porteur de gaz carbonique.

ENGEL a constaté la réaction acide provenant du CO_2 éliminé au niveau des papilles rectales d'*Eristalis*. Par ailleurs, BERLESE pense que les papilles rectales servent, en outre, à l'excrétion des produits de déchets contenus dans le sang. Ce fait nous a paru impossible à vérifier. Il semble plus facile de faire sur la larve de *Culex pipiens* L. des recherches portant sur l'élimination du CO_2 . Nous avons essayé d'enfermer une larve vivante dans un tube capillaire contenant du rouge neutre et examiner la modification de coloration du côté des papilles rectales. Il nous est apparu quelquefois que le rouge neutre devenait légèrement rose sous l'action de l'acidité. Il semble donc que nos conclusions doivent être les mêmes que celles d'ENGEL. Par ailleurs, la réaction des peroxydases de MADELUNG à la benzidine faite sur les préparations fraîches est négative. Nous pouvons donc affirmer que les lames anales n'ont rien de commun avec des branchies au point de vue fonctionnel.

c) PARASITISME INTESTINAL

Nous avons observé dans le rectum de certaines larves la présence de quelques levures et de mycélium. Signalons, en outre, que sur toute la longueur de l'entonnoir, mais particulièrement en deux points : en aval de la valvule proventriculaire et au début du gros intestin on observe souvent la présence de bacilles serrés les uns contre les autres et extrêmement abondants. Le même fait s'observe dans le colon dont la paroi est tapissée d'une quantité extraordinaire de bacilles tous semblables, tantôt parallèles à l'épithélium et tantôt perpendiculaires. Le nombre de ces bacilles est tel qu'ils semblent être des commensaux et paraissent parfaitement adaptés à la vie dans le milieu intestinal. On peut même se demander si cette flore intestinale ne joue pas un rôle dans les phénomènes de digestion et s'il ne s'agirait pas là de symbiotes. Nous ne le croyons pas, car le fait n'est pas absolument général, et pensons qu'il s'agirait plutôt ici d'un parasitisme localisé. Nous avons essayé de déterminer pour certaines larves de nos élevages l'espèce du microbe parasite. Dans le cas étudié le contenu intestinal prélevé aseptiquement et ensemencé sur gélose a donné un bacille présentant les caractères morphologiques et culturels du *Bacillus coli*.

CONCLUSIONS

Nous avons dans ce chapitre étudié la structure histologique du tube digestif de la larve de *Culex pipiens* L. La sécrétion intestinale dans les cœcums et la partie antérieure de l'intestin moyen a particulièrement retenu notre attention ainsi que les phénomènes d'absorption. Nous avons distingué des cellules sécrétantes dans les cœcums digestifs, dans la partie antérieure de l'estomac, des cellules absorbantes dans la partie moyenne et postérieure, enfin quelques cellules sécrétantes immédiatement en avant de la valvule pylorique. La sécrétion des ferments digestifs nous a paru chez la larve un phénomène complexe où intervient l'activité du cytoplasme et celle du noyau, la chromatine et le nucléole jouant un rôle dans la sécrétion. En somme chaque cellule sécrétante constitue un ensemble dont les différents éléments contribuent synergiquement au travail de la sécrétion. La partie moyenne et postérieure de l'estomac est constituée spécialement par des cellules absorbantes groupées généralement en villosités. L'entonnoir et la membrane péritrophique ne jouent pas seulement un rôle de protection de l'épithélium. Dans l'espace compris entre ces membranes et les cellules absorbantes se produisent d'abord des phénomènes de digestion extracellulaire consistant en désintégration des substances nutritives, sous l'action des sucs digestifs et au contact des filaments de la bordure striée. Les substances ainsi modifiées sont ensuite absorbées par les cellules et subissent une digestion intracellulaire. Nous n'avons constaté aucun phénomène d'absorption ou de sécrétion dans l'intestin grêle. Le gros intestin au contraire nous a paru être le siège d'une absorption active.

En somme, l'appareil digestif de la larve est caractérisé au point de vue physiologique par le fait qu'il fonctionne sans arrêt pendant toute la vie larvaire. Grâce à l'entonnoir et à la membrane péritrophique la digestion dans l'intestin moyen est particulièrement active. Dans l'intestin postérieur, le colon présente, lui aussi, une grande puissance d'absorption. L'activité de la digestion chez la larve lui permet d'abord d'absorber les éléments nutritifs nécessaires à sa croissance très rapide, cette activité lui permet même d'emmaganiser dans son tissu adipeux d'importantes réserves qui seront utilisées comme nous le verrons par la suite, non seulement pendant la métamorphose, mais encore à l'état adulte. Elles pourront alors être employées en cas de manque de nourriture, à la maturation des œufs,

CHAPITRE III

L'APPAREIL DIGESTIF ET LA DIGESTION
CHEZ CULEX PIPIENS L. ADULTE

Le tube digestif des Culicidés adultes a été l'objet de très nombreuses études. Il a été décrit de multiples fois par divers auteurs et surtout par ceux qui se sont intéressés aux recherches parasitologiques. Nous citerons parmi eux ROSS (1899), GILES (1900), GRASSI (1900), NUTTAL et SHIPPLEY (1902), E. et E. SERGENT (1903), SCHAUDINN (1904), THOMPSON (1905), BLANCHARD (1905), LEBREDO (1905), STEPHENS et CHRISTOPHERS (1906), WRIGHT (1924 *a*), MALCOLM MAC GRÉGOR (1927).

Les travaux de ces auteurs entrepris dans un but d'études spéciales contiennent de nombreux aperçus sur l'anatomie descriptive des organes digestifs des Culicidés. L'étude histologique de ces organes est souvent succincte, elle ne comporte généralement pas de recherches proprement cytologiques.

Nos investigations ont eu pour but d'étudier l'organisation du tube digestif et l'histophysiologie de la digestion. Nous nous sommes attaché spécialement à l'étude cytologique de l'intestin. Cependant une description d'ensemble nous paraît nécessaire pour placer dans leur cadre nos observations. Nous allons donc décrire le tube digestif de *Culex pipiens* L. Au cours de cette description, nous signalerons les différentes recherches que nous avons effectuées et nous terminerons par quelques remarques sur la physiologie de la digestion.

TECHNIQUES EMPLOYÉES

Nos études histologiques ont été faites principalement sur des coupes après inclusion à la paraffine. Il est utile de tuer les Insectes avant de les fixer. Le meilleur procédé consiste à les placer dans un tube à essai fermé par un tampon de coton et à introduire avec une pipette une goutte de chloroforme dans le tube. L'Insecte meurt instantanément. Après cela on enlève les pattes en les arrachant, on coupe les ailes à leur insertion sur le thorax avec des ciseaux fins et on fait dans la cuticule trois petites incisions destinées à faciliter la pénétration des liquides fixateurs et de la paraffine. Les points d'élection pour ces incisions lorsqu'on ne veut pas abîmer le tube digestif sont : 1° au niveau du thorax du côté dorsal, où

on peut soulever légèrement le scutellum; 2° à la face ventrale du premier anneau de l'abdomen, où cette incision ne peut léser que le jabot ventral et laisse intact l'intestin moyen dont la situation est dorsale; 3° à la face ventrale du dernier anneau de l'abdomen, où cette dernière incision ne peut léser que les organes génitaux.

Il est indispensable de placer quelques instants les Insectes ainsi traités dans une petite capsule de verre contenant de l'alcool qu'on amène à l'ébullition sur une platine chauffante. On chasse ainsi l'air contenu dans le jabot et dans les trachées de l'Insecte. Ce point de technique est indispensable pour avoir par la suite une bonne imprégnation par le liquide fixateur. Comme fixateur, nous avons employé dans le travail histologique courant le liquide de Sémichon, le liquide de Bouin, le liquide de Duboscq-Brasil. Pour les recherches d'histochimie nous avons utilisé, soit l'alcool absolu, soit le sublimé, soit un mélange à 10 p. 100 de formol dans l'alcool à 70°, soit, enfin le formol à 10 p. 100. Pour les mitochondries, nous avons employé le liquide de Regaud, pour l'appareil de Golgi, surtout le formol-nitrate d'urane, suivant la technique de Cajal. Nous avons enfin usé dans de nombreux cas du liquide de Flemming.

Inclusion. — Nous avons essayé sans succès les inclusions à la celloïdine. Nous avons eu au contraire, d'excellents résultats avec la paraffine qui a d'ailleurs été recommandée pour les Culicidés par CHRISTOPHERS. Nous avons prolongé considérablement les temps indiqués par cet auteur en raison en particulier de la difficulté qu'il y a d'imprégner le sang dans l'intestin de l'Insecte. Nous faisons passer l'Insecte fixé, dans deux bains successifs d'alcool absolu et deux bains successifs de xylol. La durée totale de ces bains est de 8 à 10 heures. Le bain de paraffine dure une douzaine d'heures. L'inclusion est pratiquée au moyen de petites barres de Leuckart. Les coupes sont faites généralement à 5 ou 6 μ sauf pour les préparations destinées à la mise en évidence des mitochondries qui sont de 3 μ d'épaisseur.

Procédés histochimiques. — Pour étudier les phénomènes de digestion au point de vue physiologique, nous avons fait absorber à nos Insectes des repas sucrés contenant de l'encre de Chine ou du carminate d'ammoniaque. L'étude histo-physiologique de l'absorption intestinale a été faite au moyen de repas sucrés au lactate de fer. Nous avons employé le sucre et le fer ensemble pour deux raisons : 1° Il est plus facile de faire absorber un repas sucré contenant du fer que du fer seul; nous croyons même pouvoir affirmer que la présence de sucre est nécessaire à l'absorption du fer.

2° Le sucre utile à l'absorption n'est pas gênant dans la suite des expériences. Il est facile, en effet, de révéler le fer à l'intérieur du tube digestif par le ferrocyanure, tandis que le sucre est fort difficile à mettre en évidence. Nous avons, en effet, essayé d'employer pour révéler les sucres la technique de MOLISH au thymol et à l'acide sulfurique, ce procédé est d'une sensibilité telle que les coupes histologiques des Insectes ayant pris des repas sucrés se colorent entièrement en rouge dans leur ensemble dès que l'on ajoute la moindre trace d'acide sulfurique même dilué à 1/1000. Au contraire, le fer révélé par la méthode du bleu de Prusse signale parfaitement la situation des substances absorbées sans danger d'erreur. La seule faute à éviter serait de décélérer le fer préexistant dans l'organisme de l'Insecte. Comme il est en très petite quantité et à l'état de composé organique, si l'on opère sans démasquage, on ne peut pas l'apercevoir et on élimine ainsi cette cause d'erreur.

L'aliment employé a été une solution de lactate de fer à 2 p. 100 mélangé à partie égale avec du sirop de sucre à 30 p. 100. Une goutte de chaque solution est mise sur une lame, les deux gouttes sont mélangées, un *Culex* est pris dans un tube dont l'ouverture est placée sur la lame. Les mâles, très friands de jus sucrés, sucent immédiatement le repas ainsi préparé, malheureusement leur intestin a un épithélium très mince et ne constitue pas un très bon matériel d'étude. Les femelles font parfois des difficultés, mais on arrive cependant assez fréquemment à en trouver qui acceptent ce genre de nourriture. Les jus sucrés passent directement de l'œsophage dans le jabot, puis de là, ils sont envoyés par intervalles dans l'intestin moyen par fractions assez petites et digérés. Les Insectes sont sacrifiés à des intervalles de temps variables à partir du repas et fixés soit à l'alcool absolu, soit avec le mélange : alcool à 70° : 90 grammes, formol : 10 grammes. Ces fixateurs ne font pas diffuser et ne dissolvent pas le fer. Après cela inclusion, coupes et coloration. Pour révéler le fer dans l'intestin et les cellules intestinales, nous avons employé la réaction du bleu de Prusse sans démasquage préalable, les préparations étalées sur lames sont mises dans un bain de ferrocyanure de potassium à saturation pendant une demi-heure, puis passées dans l'eau acidulée par l'acide chlorhydrique à 1/100; une légère coloration au carmin aluné permet de bien se rendre compte de la topographie des préparations. Aux forts grossissements peuvent se voir très nettement les localisations du fer sous forme du bleu de Prusse non seulement dans la lumière intestinale, mais encore dans les cellules absorbantes de l'intestin.

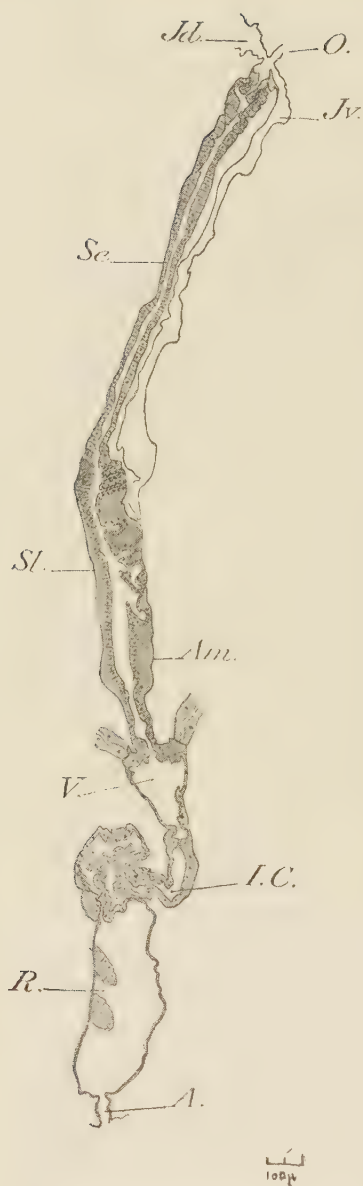


FIG. IX. Coupe longitudinale et médiane du tube digestif de *Culex pipiens* L. adulte (demi-schématique) O. œsophage; Jd, début du jabot dorsal; Jv, début du jabot ventral; Se, partie étroite sécrétante de l'intestin moyen; Sl, partie large sécrétante de l'intestin moyen; Am, partie absorbante de l'intestin moyen; V, valvule pylorique et abouchement des tubes de Malpighi; Ic, iléon colon; R, rectum avec papilles rectales; A, anus.

Description générale

L'intestin du *Culex* adulte se divise en trois parties principales : l'intestin antérieur, l'intestin moyen, l'intestin postérieur.

L'intestin antérieur va de la trompe à la valvule œsophagienne, il comprend le pharynx, l'œsophage et les diverticules œsophagiens.

L'intestin moyen va de la valvule œsophagienne à la valvule pylorique.

L'intestin postérieur débute à la valvule pylorique et s'étend jusqu'à l'anus, il comprend l'iléon, le colon et le rectum.

Nous avons négligé la description des parties les plus antérieures du tube digestif qui ont été très longuement étudiées dans de nombreux ouvrages et qui ne présentent pas un grand intérêt au point de vue des recherches histologiques sur la digestion. Nous avons laissé de côté également la description des glandes salivaires qui ont été maintes fois décrites par les Malariologistes. Nous faisons débiter notre description à l'œsophage.

I. — L'INTESTIN ANTÉRIEUR

La partie de cet organe que nous étudions se compose de l'œsophage et des diverticules œsophagiens.

a) L'ŒSOPHAGE. — Il réunit le pharynx à l'estomac. Il est situé presque entièrement dans le thorax. C'est un canal d'une largeur moyenne de 30μ et dont la paroi est extrêmement fine. Cette paroi est constituée de

cellules plates possédant un tout petit noyau et dont le protoplasme est très réduit. Le côté interne de ces cellules porte un enduit chitineux. L'œsophage présente chez *Culex* des diverticules. Ces derniers et les tubes qui les réunissent à l'œsophage, méritent une description spéciale.

b) LES DIVERTICULES ŒSOPHAGIENS. — Ces diverticules, parfois nommés réservoirs de nourriture, ou dans leur ensemble jabot, ont maintes fois attiré l'attention des anatomistes et des expérimentateurs et les opinions les plus diverses ont été émises sur leur forme, leur texture et leurs fonctions. L'accord est loin d'être fait sur le nombre et la disposition des sacs qui constituent ces diverticules. La plupart des recherches ont d'ailleurs porté sur les Anophèles. Une excellente revue de la question a été faite par NUTTAL et SHIPPLEY (1902). Pour GRASSI (1900), il existerait chez les Anophèles deux diverticules, un petit et un grand. Pour DE GRANDPRÉ et DE CHARMOY (1900), il y aurait deux petits sacs situés à droite de l'œsophage et un grand sac à gauche. Pour MALCOLM MAC GRÉGOR (1927), il y aurait un petit diverticule dorsal et un grand diverticule ventral s'étendant en arrière du proventricule dans le thorax et l'abdomen au-dessous de l'intestin moyen. Pour LEBREDO (1905), il existerait deux diverticules latéraux dorsaux et un diverticule œsophagien ventral qu'il appelle : estomac supplémentaire. THOMPSON (1905) émet à ce sujet la même opinion. Plus récemment la question a été reprise par ROY (1927) qui a étudié ces diverticules chez *Anopheles subpictus* et *Anopheles stephensi*, il classe les trois sacs en deux petits diverticules antéro-dorsaux et un diverticule postéro-ventral. Le premier diverticule dorsal est petit et sessile. Le deuxième diverticule dorsal s'ouvre sur l'œsophage immédiatement en arrière du premier; il est de forme globuleuse. Le troisième diverticule est ventral et situé dans l'abdomen, il est allongé. Un long conduit le réunit à l'œsophage en avant du proventricule. Comme nous l'avons déjà signalé, ces remarques ont été faites sur différentes variétés d'Anophèles. Seul THOMPSON a étudié les diverticules chez les Culicidés en général.

Les observations que nous avons faites portent sur diverses races de *Culex pipiens* L. Pour étudier l'anatomie du tube digestif et de la physiologie de la digestion, nous avons fait d'abord quelques dissections après l'ingestion de repas colorés au rouge neutre ou à l'encre de Chine. Nous avons fait ensuite, après ingestion de repas additionné de lactate de fer, des coupes histologiques sur lesquelles nous avons révélé la localisation de la nourriture dans les sacs par la méthode déjà signalée du bleu de

Prusse au moyen de ferrocyanure de potassium et d'acide chlorhydrique. Grâce à ces recherches nous pouvons donner quelques renseignements sur l'anatomie, l'histologie et la physiologie des réservoirs de nourriture chez *Culex pipiens* L.

a) Au point de vue anatomique si nous étudions une coupe sagittale de cet Insecte en allant d'avant en arrière, nous voyons que l'œsophage présente d'abord une ouverture dorsale pour les deux réservoirs supérieurs ensuite une



FIG. X. *Culex pipiens* L. adulte. Le carrefour œsophagien montrant, O, l'œsophage; Jd, l'orifice du jabot dorsal; Je, l'orifice du jabot ventral; P, le proventricule; I, l'intestin moyen.

ouverture ventrale pour le réservoir inférieur. Ces deux ouvertures bien que fort petites méritent une description. Leurs parois, aussi bien celles du canal dorsal que celles du conduit ventral, sont constituées par un épaississement de la fine paroi œsophagienne. On y observe de nombreux noyaux, ce qui différencie leur structure de celles de l'œsophage en général où les noyaux sont assez rares. De plus, on observe autour de chaque ouverture une collerette constituée par une série de petites fibres musculaires.

Ces fibres entourent complètement la base de chaque canal d'entrée. Ce détail, croyons-nous, n'a jamais été observé par les anatomistes. Bien que minime, il n'est pas moins important pour la physiologie des réservoirs de nourriture. Il n'est pas douteux, en effet, qu'il s'agit là de deux petits sphincters fermant et ouvrant les réservoirs. L'ouverture des deux sacs supérieurs dans l'œsophage est unique. Les dimensions de sa lumière sont de 3μ . De cette ouverture partent les deux diverticules latéraux, sessiles, qui trouvent leur place entre les masses musculaires du thorax et dont la cavité à l'état de jeune est presque virtuelle. Le sac ventral est médian. Il débute par un petit orifice de 3μ entouré d'un sphincter et se continue par un tube d'une

longueur moyenne de un millimètre et d'une largeur de 30 μ . Ce tube aboutit à une vaste dilatation s'étendant jusqu'au sixième anneau de l'abdomen. Il est situé au-dessous de l'intestin moyen et constitue le réservoir de nourriture proprement dit. Ce réservoir contient à l'état de jeûne des bulles d'air et après les repas de jus sucrés, une grande quantité de liquide.

b) Au point de vue histologique la structure de la paroi des diverticules œsophagiens est la même que celle de l'œsophage, mais elle est plus fine encore. Cette paroi est constituée par un épithélium membraneux très plat. Les cellules ont un noyau petit, pauvre en chromatine, entouré d'un protoplasme acidophile. La face interne de cette paroi est revêtue intérieurement de chitine. Cette paroi diverticulaire porte des épaisissements que NUTTAL et SHIPPLEY considèrent comme des muscles disposés en arborisations et que l'on peut voir par coloration au rouge neutre et au brun Bismarck. ROY les distingue en muscles longitudinaux et en muscles transversaux. On constate, en réalité, que les diverticules sont constitués par un lacis irrégulier et délicat de stries extrêmement fines dont la structure est difficile à définir. Ce sont ces stries qui enserrant les bulles d'air, il nous semble que ces stries sont des replis de la paroi et non une trame musculaire. La coloration à l'orcéine permet d'identifier quelques petites fibres élastiques. La dissection montre que ces sacs ne sont pas entourés de trachées comme le pensait GILES et que ces fibres ou stries n'ont donc pas une origine trachéenne.

II. — L'INTESTIN MOYEN

Il comprend la valvule cardiaque ou proventricule et l'estomac ou ventricule chylifique. Il se termine par la valvule pylorique.

a) LE PROVENTRICULE. — Cet organe est situé dans le thorax. C'est comme chez la larve un organe mixte constitué par la pénétration de l'œsophage dans la partie antérieure de l'intestin moyen. Chez *Culex* adulte la frange œsophagienne qui descend dans l'intestin est extrêmement courte, elle ne contient pas de cavité sanguine. L'appareil valvulaire est pourvu d'un épaisissement bien localisé de la tunique musculaire qui constitue un sphincter nettement différencié.

L'épithélium œsophagien à cellules aplaties et à enduit chitineux recouvre le sphincter sur sa face interne, se replie sous lui, et va rejoindre à la face externe de cet organe l'épithélium de l'intestin moyen reconnaissable à ses cellules cylindriques hautes à plateau strié et pourvues d'un

gros noyau. Cet épithélium stomacal se replie à son tour sur lui-même et constitue la bordure interne de la paroi stomacale. On ne voit dans le fond de ce repli aucune cellule différenciée analogue à celles que l'on observe chez la larve et qui sécrètent l'entonnoir chitineux.

Le début de l'estomac qui contient cet organe sphinctérien a une forme légèrement bulbeuse. Cet épaissement correspond à la zone qui chez la larve porte les cœcums. Les cœcums n'existent pas chez l'imago en tant que poches digestives bien délimitées. Il semble toutefois que la lumière du début de l'estomac présente du fait de son élargissement et des plis de la paroi une disposition telle que la cavité située autour du bulbe sphinctérien se divise en fait en plusieurs petits diverticules. La nourriture,

dès son absorption, est au contact avec la paroi stomacale en de multiples points. Au cours de nos expériences de repas au lactate de fer révélé par le ferrocyanure et l'acide chlorhydrique, nous avons obtenu des images intéressantes mettant en évidence les arborisations de la lumière stomacale autour du sphincter

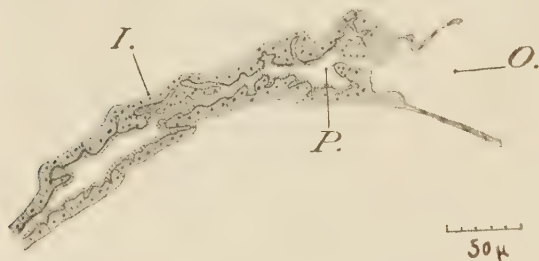


FIG. XI. *Culex pipiens* L. adulte. Coupe longitudinale de la partie antérieure de l'intestin moyen montrant les replis de la paroi sécrétante. O, œsophage; P, proventricule; I, l'intestin moyen.

ter œsophagien. Elles sont très nettement visibles sur les coupes longitudinales de cette région. Nous avons constaté dans de nombreux cas, ces replis de la partie étroite de l'intestin moyen dont la figure ci-jointe donnera une idée.

b) L'ESTOMAC OU VENTRICULE CHYLIFIQUE. — Cet organe s'étend du proventricule à la valvule pylorique. Topographiquement le début de cet organe est au niveau de la première paire de pattes, la partie dilatée commence au deuxième anneau de l'abdomen et se termine au sixième segment abdominal : c'est l'élément le plus long du tractus digestif. L'examen de l'intestin moyen après dissection montre qu'il est formé de deux parties nettement différentes par leur forme : une partie antérieure mince et longue, une partie postérieure élargie. Si on examine une coupe longitudinale intéressant l'ensemble de l'organe à l'état de vacuité on observe dans la partie antérieure étroite une paroi constituée par un épithélium cylindrique régulier caractérisé par le fait qu'il n'a qu'une seule

couche de cellules, souvent pourvues de nombreuses enclaves réfringentes. Au contraire, la paroi de la partie postérieure est large, épaisse, et paraît constituée par un amas de cellules disposées sur plusieurs rangs et pressées les unes contre les autres. On n'observe pas dans cette dernière région de grains de sécrétion. Le bord externe de la paroi est souvent bordé d'incisures profondes qui lui donnent parfois un aspect « ficelé ». Ce fait provient de la disposition de la tunique musculaire, comme nous le verrons plus loin. Notons enfin que la partie antérieure étroite a une légère courbure à concavité ventrale au-dessus du réservoir de nourriture.

Ces renseignements généraux étant exposés, nous allons donner quelques détails histologiques sur la partie antérieure de l'intestin moyen. La partie antérieure de cet organe est constituée de trois enveloppes : une couche épithéliale, une basale et un réseau musculaire. L'épithélium est constitué d'une seule couche de cellules. Il est plissé dans le sens longitudinal quand l'organe est vide. Ces plis longitudinaux disparaissent quand l'organe est à l'état de réplétion. Nous verrons plus loin la description de ses cellules. Cette couche épithéliale repose sur une basale fine, acidophile, sans structure. L'ensemble de l'organe est entouré par le muscle qui forme « la couche élastico-musculaire » de GRASSI assez forte dans cette zone et constituant une enveloppe continue. L'intestin moyen est largement muni de trachées qui en dehors de leur rôle respiratoire ont une fonction de soutien de l'organe dans la cavité abdominale. La face externe de l'intestin moyen porte de nombreuses cellules trachéales bien étudiées par STEPHENS et CHRISTOPHERS (1906) et que nous avons volontairement laissées de côté dans notre description. L'intestin est aussi maintenu par des muscles spéciaux : « retractores ventriculi ».

La partie postérieure large de l'intestin moyen possède même à l'état de vacuité une lumière plus ouverte que celle de la partie antérieure. Elle est constituée, elle aussi, par une couche épithéliale, une basale et une couche musculaire. L'épithélium paraît fort épais, dans la partie postérieure et semble, quand l'estomac est vide, formé de plusieurs couches de cellules superposées. Ceci n'est qu'une apparence et provient du fait que les coupes intéressent les replis transversaux de la muqueuse et sont presque toujours obliques. Les groupes de cellules épithéliales sont enserrées par une légère enveloppe musculaire réduite ici à une trame à mailles rhomboïdales, facilement visible par transparence à l'état frais. L'épithélium constitue ainsi des sortes de lobes épais qui font d'ailleurs parfois hernie hors de cette trame et donnent à la partie large de l'intes-

tin l'aspect ficelé déjà signalé. Lorsque l'incidence des coupes est normale par rapport à la paroi épithéliale on observe diverses dispositions de cette paroi qui réalisent soit une sorte de pli plongeant dans la lumière, soit en quelque sorte le négatif d'une villosité intestinale.

Cette disposition s'observe surtout au cours de la digestion des jus sucrés emmagasinés dans le jabot et qui ne passent que peu à peu et par petites quantités dans l'estomac. Au contraire, l'aspect est fort différent quand l'Insecte est gorgé de sang, aliment qui est absorbé directement sans passer dans le jabot et se trouve en grande quantité dans l'estomac. Dans ce cas tous les plis disparaissent et la partie large de l'intestin moyen prend une forme bulbeuse. Sa paroi est dans ce cas réduite à une seule couche de cellules épithéliales aplaties. La basale est très fine mais continue. On observe de-ci, de-là, quelques coupes de la trame musculaire distendue.



FIG. XII. *Culex pipiens* L. adulte. Coupe para-sagittale de la partie large de l'estomac montrant les replis et villosités (demi-schématique).

ETUDE DES CELLULES ÉPITHÉLIALES DE L'INTESTIN MOYEN. — Parmi les auteurs qui décrivent l'histologie du tube digestif du Moustique adulte nous trouvons les travaux de SCHAUDINN (1904) sur *Culex pipiens* L., de THOMPSON (1905) pour les Moustiques en général et de STEPHENS et CHRIS-

TOPHERS (1906) pour les Anophèles. THOMPSON signale simplement que l'épithélium de l'estomac est constitué d'une couche de cellules cubiques à noyau ovale, à cytoplasme granuleux, le bord libre des cellules est plus transparent que le reste et comprend une bordure striée, enfin sur

l'estomac examiné à l'état frais on observe des granules réfringents. Chez les Anophèles STEPHENS et CHRISTOPHERS ont écrit « un épithélium formé de grandes cellules contenant un cytoplasme finement réticulé se colorant plus intensément au niveau du bord libre. Le cytoplasme du côté de ce bord contient de nombreuses gouttelettes ou vacuoles claires qui deviennent plus fréquentes et de plus grande taille du côté de la lumière intestinale. Le caractère le plus marquant de la cellule est sa bordure striée qui se trouve dans toutes les cellules de l'intestin moyen, mais fait défaut dans les autres cellules du canal alimentaire. »

« Le noyau de ces cellules est grand, situé au centre de la cellule, la chromatine est formée de petites masses constellées disposées en cercle et au centre et reliées entre elles par des fils ténus de chromatine; il existe un corps qui se colore d'une manière moins intense : le Karyosome, situé généralement au centre du noyau. Parfois on voit de jeunes cellules près de la membrane basale. » Les descriptions de CHRISTOPHERS chez les Anophèles correspondent assez bien à ce que nous avons observé chez *Culex pipiens* L. Il en est de même des descriptions de THOMPSON; mais ces renseignements sont très succincts et demandent à être complétés. Ces deux auteurs, on le voit, ne font aucune distinction entre les diverses cellules contenues dans l'épithélium. Signalons d'abord que toutes les cellules de l'intestin moyen ont effectivement une bordure striée dont l'épaisseur est variable et qui est fonction de l'état de réplétion de l'organe : si celui-ci est plein et distendu, les cellules sont aplaties et la brosse perd en épaisseur ce qu'elle gagne en étendue. Nous n'insisterons pas sur la constitution de cette bordure striée, il est inutile de répéter ici ce que nous avons déjà dit à ce sujet pour la larve. Les cellules étant beaucoup plus petites chez l'adulte que chez la larve il est difficile d'ailleurs de donner avec la même précision des détails cytologiques tels que l'existence des corpuscules basaux, le prolongement des filaments dans le cytoplasme apical. Nous allons voir en effet que, tandis que les cellules épithéliales de l'intestin moyen larvaire avaient une dimension de $50\ \mu \times 30\ \mu$, celles de l'intestin imaginal n'ont en moyenne que $25\ \mu \times 5\ \mu$. A part la bordure striée, caractère commun à toutes les cellules de l'intestin moyen, on remarque entre ces dernières de nombreuses différences d'aspect. Nous avons parlé plus haut de leur disposition sur un seul rang dans la partie étroite, de l'apparence d'épithélium stratifié qu'elles présentent dans la partie large. Nous ne reviendrons pas sur ce sujet; mais, nous allons voir que les cellules elles-mêmes sont fort différentes les unes des autres si

on étudie leur cytologie et leur histophysiologie, suivant les régions de l'intestin moyen que l'on considère.

Nous avons cherché à nous rendre compte pour l'adulte, comme pour la larve, de la nature fonctionnelle de ces cellules et nous avons essayé d'abord de voir s'il existait dans l'intestin moyen deux types différents de cellules : des cellules sécrétantes et des cellules absorbantes. Nous avons cherché enfin quelle était la répartition de ces cellules. Dans ce but nous avons fait des expériences destinées à mettre en évidence le rôle des différentes cellules de l'intestin moyen.

Nous avons fait absorber à des femelles du sirop de sucre mélangé à une solution de lactate de fer à 2 p. cent. Les pièces ont été fixées à l'alcool absolu ou à l'alcool formol, incluses à la paraffine et coupées. Les coupes sont mises dans le ferrocyanure de potassium à saturation puis plongées dans l'eau acidulée par l'acide chlorhydrique à 1 p. cent, elles sont ensuite colorées au carmin aluné. L'étude de ces préparations nous a montré que l'on pouvait distinguer dans l'intestin moyen, trois régions : l'épithélium de la partie postérieure du sac stomacal contient seul du bleu de Prusse, c'est la partie absorbante; dans la région antérieure étroite et le début de la partie élargie de la poche stomacale les cellules ne contiennent pas de bleu de Prusse : leur rôle n'est donc pas l'absorption. Leur étude cytologique va nous montrer qu'elles sont sécrétantes.

Nous allons donc décrire les trois types cellulaires des trois régions de l'intestin moyen : deux variétés de cellules sécrétantes et une de cellules absorbantes.

A) CELLULES SÉCRÉTANTES. — Les cellules de la partie étroite de l'intestin moyen et du début de la partie large sont sécrétantes. Elles sont cependant de deux types différents.

Cellules de la partie étroite. — Elles sont d'une dimension de $25\ \mu$ de hauteur sur 4 ou $5\ \mu$ d'épaisseur, serrées les unes contre les autres. Le cytoplasme est limité du côté de la lumière intestinale par une bordure striée. Les limites intercellulaires sont souvent très peu marquées quelle que soit la fixation employée. La cellule est bordée extérieurement par la basale et les muscles. Le cytoplasme est vacuolaire et contient de nombreuses enclaves. Les unes sont très petites, irrégulières de forme, et basophiles, réparties irrégulièrement dans le protoplasme, mais surtout au pôle apical de la cellule. Les autres sont réfractaires à tous les colorants, leur forme est presque toujours ronde ou ovale, leur aspect transparent

ou vitrifié, leurs dimensions de 3 à 4 μ . Le chondriome est abondamment représenté; il est surtout constitué par des chondriocotes de faible épaisseur occupant la base de la cellule et disposés perpendiculairement à la basale. Ces chondriocotes sont souvent fragmentés, réalisant immédiatement au-dessous de la partie apicale l'aspect de chondriomites. Dans la partie apicale elle-même, le chondriome est au contraire représenté par des mitochondries granuleuses (pl. XV, fig. 17). Dans cette région l'appareil de Golgi se trouve tantôt au pôle apical, tantôt au contraire au pôle basal; mais dans l'un et dans l'autre cas, il est à remarquer qu'il se trouve au voisinage immédiat du noyau, fait assez normal si l'on attribue à l'appareil de Golgi un rôle élaborateur en connexion avec celui du noyau (pl. XV, fig. 11). Cette disposition assez particulière de l'appareil de Golgi peut être rapprochée de celle décrite par COWDRY (1922) dans l'appareil de Golgi des vésicules thyroïdiennes et qui lui avait servi à établir la double polarité fonctionnelle des cellules, tantôt sécrétant vers la vésicule la substance colloïde, et tantôt sécrétant vers les capillaires péri-vésiculaires la thyroxine. Dans notre cas particulier, on pourrait penser que cette disposition de l'appareil de Golgi est en rapport avec une absorption dans un cas et avec une sécrétion dans l'autre; mais cette supposition n'est pas corroborée par nos recherches histophysiologiques sur le rôle de la partie antérieure de l'intestin moyen, on ne doit pas oublier par ailleurs que la situation de l'appareil de Golgi est bien souvent déterminée par l'abondance plus ou moins grande des enclaves cellulaires pouvant refouler mécaniquement cet appareil au pôle basal des cellules (J. TURCHINI (1926), A. GIROUD (1926)). Le noyau est d'une dimension de 6 μ ; sa forme est celle d'un ovale allongé dans le sens de la cellule; il contient un gros nucléole de 2 à 3 μ .

Ici, comme pour la larve, nous allons tenter de décrire d'après nos divers examens la cellule en fonctionnement.

Histophysiologie des cellules sécrétantes de la partie étroite de l'intestin moyen. — Nous avons vainement essayé de trouver l'origine des grains basophiles contenus dans le cytoplasme. Nous n'avons pas vu ces grains colorés se former aux dépens de la chromatine nucléaire comme nous l'avons observé chez la larve d'une part et d'autre part nous avons constaté que ces grains s'observent sur certaines préparations et non sur d'autres; aussi sommes-nous obligés de penser qu'il s'agit peut-être d'une basophilie particulière des grains cytoplasmiques à certains moments de la digestion.

Pour les grains de sécrétion de forme arrondie et d'aspect vitreux, il n'existe aucun doute dans notre esprit sur leur origine : ils proviennent du noyau. En effet, si on étudie en période de sécrétion diverses cellules du début de l'intestin moyen après coloration à l'hémalum éosine, on a vite fait de constater que la sécrétion est d'origine nucléaire. Au centre du noyau cellulaire, on voit un nucléole assez nettement basophile; dans d'autres cas, ce nucléole devient achromatique, de teinte neutre, puis il grossit et prend un aspect réfringent, vitrifié et dans maints endroits on le voit sortant du noyau dans une échancrure de ce dernier, encore entouré partiellement par la masse chromatique. On le voit ensuite libre dans le cytoplasme, enfin dans quelques cas assez rares d'ailleurs on observe son émission dans la lumière intestinale (pl. XVII, fig 35). Signalons que nous n'avons pas trouvé dans les noyaux les cristalloïdes observés par LÉGER et DUBOSCQ (1900) chez le Grillon.

Nous avons cherché à étudier ces sécrétions vitreuses au microscope polarisant. Entre nicols croisés ces grains ne s'éclairent pas. Il n'est d'ailleurs pas possible de tirer de ces faits des conclusions bien nettes étant donné la petitesse de ces sécrétions qui est vraisemblablement un obstacle à une analyse correcte. Aussi avons-nous essayé d'étudier ces grains vitreux avec la coloration à l'hématoxyline au fer : on constate que le nucléole présente une très grande affinité pour ce colorant et perd sa réfringence. Nous avons vérifié avec cette même coloration les faits d'émission du nucléole par le noyau.

Remarquons que certaines préparations ne contiennent pas de ces sécrétions réfringentes, en particulier celles qui proviennent des Insectes dont la digestion est avancée. Nous les trouvons au contraire et en grand nombre chez l'Insecte à jeun. Les cas où ils étaient le plus nombreux ont été observés chez des *Culex* hivernants dans une serre et dont l'alimentation était forcément réduite.

Il est vraisemblable que la sécrétion se fait d'une façon continue, c'est ce qui explique qu'après une période de jeûne, les cellules sont bourrées de ces grains. Au moment de l'ingestion des aliments on peut penser qu'il se produit une excrétion active qui fait passer tous les grains vitreux dans la lumière intestinale. Il est à noter, de plus, que nous n'avons jamais constaté de phénomènes d'excrétion des grains basophiles dont nous avons parlé précédemment. Il semble donc que pour eux aussi l'excrétion doit avoir lieu au début du repas.

En résumé, on peut constater dans le cytoplasme du début de l'intes-

tin moyen deux types d'enclaves, les unes constituent des grains basophiles irréguliers d'origine cytoplasmique, les autres des globules hyalins d'origine nucléaire ou plus exactement nucléolaire. Ces enclaves nous paraissent devoir être considérées comme des ferments digestifs.

Cellules du début de la partie large. — Ces cellules sécrétantes ont une dimension semblable à celles que nous venons de décrire. Leur cytoplasme est assez basophile. Les mitochondries présentent une disposition analogue à celle qui a été signalée pour les cellules de la partie étroite de l'intestin moyen. On y trouve au contraire un aspect particulier de l'appareil de Golgi. Cet appareil occupe le pôle apical des cellules ; il se présente quelquefois à l'état de groupe de granulations agglomérées en une masse homogène, mais plus souvent à l'état de très petites vacuoles distinctes les unes des autres, analogues à celles que nous avons observées chez la larve. Au point de vue des colorations post-vitales au rouge neutre, les résultats obtenus, petites vacuoles rouges apicales, ne nous ont pas paru plus démonstratifs que ceux que nous avons signalés dans l'étude de l'intestin moyen de la larve (pl. XVI, fig. 20). Le noyau est d'une forme arrondie et d'une dimension de 4 à 5 μ , il contient un gros nucléole qui prend fortement les colorants acides.

Au point de vue de l'étude de la sécrétion, ici encore nous pouvons considérer le rôle du cytoplasme et celui du noyau. Le cytoplasme est vacuolaire ; les vacuoles sont situées dans le cytoplasme apical, elles sont claires, particulièrement visibles, et ont une dimension variable. Ces vacuoles paraissent constituées par la sécrétion du cytoplasme cellulaire. Il existe d'autre part des phénomènes de sécrétion nucléaire : l'émission de grains de chromantine doit être un phénomène très rare, car nous ne l'avons pas observé ; au contraire le nucléole ou le produit de sa sécrétion est très fréquemment expulsé par le noyau et on le voit prendre place dans la vacuole claire. De là il passe dans la lumière intestinale où on le distingue fort bien, car il garde sa forme ronde ou ovale, sa couleur acidophile ou parfois métachromatique (pl. XVII, fig. 36). Chez l'Insecte à jeun on n'observe pas de sécrétion et ces cellules paraissent être au repos.

La petitesse des cellules rend difficile l'étude de l'excrétion. Il n'est pas douteux cependant que cet aspect vacuolaire est ici beaucoup plus marqué en période digestive que chez un Insecte à jeun. C'est donc, au point de vue physiologique, l'inverse de ce que nous avons vu dans la partie étroite du début de l'intestin moyen. La sécrétion et l'excrétion ont lieu ici au

contact des aliments. Ce phénomène est particulièrement net au cours de la digestion du sang comme nous le verrons au chapitre IV.

La sécrétion des ferments digestifs paraît donc se faire suivant deux modalités. Dans la partie antérieure étroite de l'intestin moyen on observe une sécrétion lente et continue de granules vitreux; dans le début de la partie large, la sécrétion ne se produit avec activité qu'au contact des aliments. Ces faits sont à rapprocher de ceux qui ont été signalés par NOËL (1922) dans ses recherches sur le foie des Mammifères et par GOORMAGHTIGH (1922) dans le fonctionnement des glandes surrénales. Ces auteurs ont observé dans ces organes qu'il existait deux zones : l'une de fonctionnement permanent et l'autre de fonctionnement variable, cette dernière n'entrant en action qu'aux moments de l'hyperactivité sécrétoire.

B) CELLULES ABSORBANTES. — Ces cellules sont situées à la partie moyenne et postérieure de l'intestin moyen ou estomac. Nous avons signalé plus haut la disposition de l'épithélium en villosités et replis. Ces cellules ont une dimension très variable suivant que l'intestin est vide ou plein. A l'état de réplétion elles ont, vues en coupe, une forme cubique d'une dimension de 7 à 8 μ . Le cytoplasme est granuleux et vacuolaire, particulièrement à la base de la cellule. Nous reviendrons tout à l'heure sur ces vacuoles. Ce qui frappe au point de vue de la disposition des mitochondries dans la partie postérieure de l'intestin moyen, c'est d'abord le fait qu'elles sont alignées en files, disposition qu'elles conservent jusque dans la partie apicale. D'après leurs dimensions, elles semblent indiquer la transformation progressive des enclaves cellulaires qui se produit dans le cytoplasme. Cette transformation se continue dans la partie basale de la cellule où l'on trouve des chondriocentes basaux beaucoup moins abondants que dans les cellules sécrétantes et remplacés par de petites vacuoles incolores. Dans ces dernières se fait la localisation des substances absorbées (pl. XV, fig. 13). L'appareil de Golgi se présente là encore, soit sous la forme agglomérée, soit sous la forme de granules séparés; mais c'est la forme agglomérée qui est la plus fréquente, l'autre étant exceptionnelle. Dans le premier cas, on observe de petites vacuoles noires agminées, rassemblées dans une même zone bien délimitée teintée en gris par les sels d'argent et pouvant correspondre à ce que l'on appelle la zone de Golgi. Ces vacuoles rappellent par leur forme les centrophormies de la cornée (pl. XVI, fig. 19). Le noyau présente une dimension de 3 à 4 μ , la chromatine est en grains disposés surtout à la périphérie. Il existe au centre un nucléole acidophile assez gros.

Histophysiologie des cellules absorbantes. — La vraie manière de se rendre compte du rôle des cellules absorbantes est d'étudier leur fonctionnement au cours de la digestion. Cette étude nous montrera d'abord l'absorption des aliments simples comme les sucres mélangés aux sels de fer, aliments qui nous ont paru être absorbés en nature. Nous verrons ensuite l'absorption des aliments complexes. Dans cet ordre d'idées nous étudierons la digestion du sang dans le chapitre suivant.

Nous avons signalé au début de ce chapitre la technique des repas sucrés au lactate de fer, la fixation et les coupes. Après révélation du fer au ferrocyanure et à l'acide chlorhydrique, qu'allons-nous observer au point de vue de son absorption ? Le fer existe d'abord coloré en bleu dans la lumière intestinale. Il est généralement séparé de l'épithélium par une zone claire paraissant contenir une trame légèrement bleutée. La nature de cette trame qui semble entourer le bol alimentaire doit être recherchée. Il ne s'agit pas ici comme chez la larve de l'entonnoir chitineux. Par ailleurs, la coloration par le naphtol et le bleu diamine ne colorent pas cette zone claire comme la membrane péritrophique larvaire. Il ne paraît pas que cette couche soit de nature muqueuse. Le muci-carmin ne la colore pas, il n'y a d'ailleurs pas dans l'intestin de cellules à mucus. Il s'agit sans aucun doute des sucs digestifs émis par la partie sécrétante de l'intestin moyen.

On observe le fer coloré en bleu dans les nucléoles des noyaux des cellules absorbantes et dans le cytoplasme, au niveau et au-dessous du noyau, on voit apparaître des vacuoles qui sont de différentes dimensions et semblent devenir de plus en plus grosses à mesure que l'on approche de la basale de la cellule. Ces vacuoles contiennent des grains de fer teintés en bleu de taille variable, ce qui démontre la fonction absorbante de ces cellules. Cette absorption n'a lieu que dans le cas de repas composés de lactate de fer et de sirop, de nombreuses expériences nous ont montré, comme nous l'avons déjà dit, que le fer seul n'est pas absorbé.

Cellules de remplacement. — Après avoir étudié les cellules de l'épithélium intestinal, une question se pose encore. Comment se fait le remplacement des cellules intestinales vieilles ou dehiscentes ? Il ne nous est pas apparu qu'il existe dans les cellules intestinales de phénomène de cariocynèse ou de division cellulaire. Il n'y a pas comme chez la larve à la base des cellules épithéliales ce grand nombre de cellules embryonnaires disposées souvent en chapelet. Il n'existe pas non plus, dans l'intestin moyen de l'imago, de nids de cellules semblables à ceux qui ont été

décrits chez de nombreux Insectes. Nous n'avons vu à ce sujet qu'une chose : un certain nombre de cellules paraissent présenter deux noyaux, l'un est en position normale, l'autre est un noyau basal. Ce dernier est peut-être celui d'une cellule de remplacement. Les cellules binucléées sont d'ailleurs en très petit nombre dans l'épithélium intestinal.

LA VALVULE PYLORIQUE. — Elle est décrite par THOMPSON (1905) de la façon suivante : « L'estomac se rétrécit à la partie postérieure formant une faible valvule, le début de l'iléon est modifié pour former une petite valvule adjacente à celle qui termine l'intestin moyen. Les tubes de

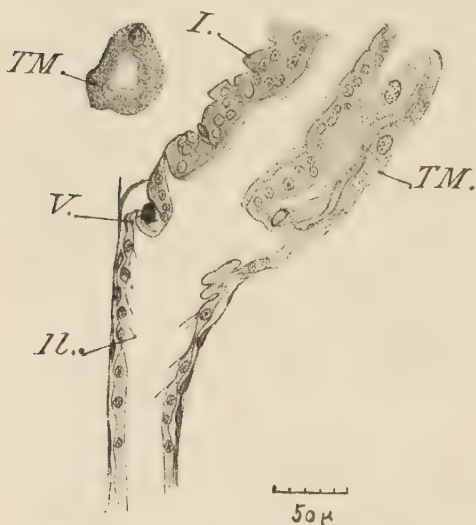


FIG. XIII. *Culex pipiens* L. adulte. V, valvule pylorique; I, intestin moyen; TM, tubes de Malpighi; IL, début de l'iléon avec poils chitineux.

Malpighi s'ouvrent dans la fente circulaire entre ces deux valvules annulaires ». Cette description nous paraît exacte : il existe en effet une sorte de valve annulaire à la fin de l'intestin moyen dont l'épithélium est semblable à celui de la partie postérieure de l'intestin moyen. Cette valve contient un sphincter, muscle circulaire que l'on aperçoit sur les coupes longitudinales en série. Au-dessous de cette valve existe une gorge circulaire limitée du côté postérieur par une deuxième valvule plus petite à partir de laquelle l'épithélium digestif prend un type tout à fait particulier : ce détail semble

établir nettement le début de l'intestin postérieur. C'est dans cette gorge circulaire mais au milieu des dernières cellules de l'intestin moyen que débouchent les tubes de Malpighi.

LES TUBES DE MALPIGHI. — Ces tubes au nombre de cinq sont d'abord accolés à l'intestin moyen le long du fond de l'estomac puis ils se recourbent en arrière et leur extrémité flexueuse arrive jusque dans la partie postérieure de l'abdomen. Dans cette région ces organes plongés dans le liquide de l'hémocœle sont en rapport étroit d'une part avec les flexuosités de l'intestin postérieur et d'autre part avec le corps gras qui les entoure.

Comme ces tubes sont des annexes du tube digestif, nous en donnerons une description sommaire et nous essaierons d'avoir une idée de leurs

fonctions. Ces tubes sont entourés d'une membrane extrêmement fine que BERLESE (1909) appelle « la tunique péritonéale » sur laquelle on distingue quelques petits noyaux conjonctifs bien détachés, une membrane basale très fine. Nous avons observé très nettement dans l'enveloppe des tubes des fibres musculaires striées s'enroulant autour des tubes de Malpighi et semblables à celles que LÉGER et DUBOSCQ (1899) ont décrites chez les Grillons. Ces fibres paraissent situées à l'intérieur de la membrane d'enveloppe, elles sont pourvues d'un noyau central. Ce sont ces fibres musculaires à disposition spiralée qui déterminent au cours de leurs contractions les mouvements vermiculaires des tubes de Malpighi. A l'extrémité distale libre du tube on trouve un petit groupe de cellules conjonctives globuleuses ramifiées, paraissant rattacher l'extrémité de l'organe aux cellules du corps adipeux.

A l'intérieur de la membrane d'enveloppe on trouve un épithélium composé de grosses cellules (dimensions de 40 à 50 μ) qui présentent au premier abord une certaine analogie d'aspect avec celles de l'intestin moyen : comme elles, elles possèdent en effet une bordure striée avec de longs filaments fins et fortement acidophiles dirigés vers la lumière du tube. Par ailleurs les limites intercellulaires sont très fines et sur de nombreuses préparations les cellules donnent au premier abord l'impression d'un syncytium. Le noyau de ces cellules est ovale et régulier d'une dimension de 12 à 15 μ . Sa chromatine est constituée d'une grande quantité de très petits grains répartis dans toute l'étendue du noyau, son nucléole est d'une dimension de 3 à 4 μ , c'est-à-dire plutôt petit par rapport au noyau.

L'aspect du cytoplasme diffère beaucoup de celui des cellules de l'intestin moyen. Il est ici uniforme, constitué d'un fin réticulum non vacuolaire mais granuleux. Nous n'avons pas distingué du côté basal de la cellule dans son cytoplasme la striation perpendiculaire à la tunique propre, décrite par VENEZIANI (1903). Les mitochondries sont localisées dans les mailles du réseau ainsi que les grains de diverse nature que l'on y rencontre. Il en est de même de l'appareil de Golgi. Ces faits confirment les observations de maints auteurs, tels que BOWEN (1926) et J. TURCHINI (1926 a), qui ont constaté une véritable fragmentation de l'appareil de Golgi dans les cellules bourrées de sphérules graisseuses, lipoidiques ou autres. On peut observer dans ce cytoplasme certaines différences d'aspect suivant l'état de vacuité ou de réplétion des tubes. En dehors de la digestion, leur cytoplasme est aréolaire et les sphérules claires paraissent vides.

Pendant la digestion des jus sucrés les tubes sont accolés à la partie absorbante de l'intestin moyen et absorbent le contenu des vacuoles basales de ces cellules. Le réticulum protoplasmique cellulaire est bourré de granules clairs. Quand l'Insecte a absorbé du fer avec le sucre; après la réaction du ferrocyanure, ces sphérules sont encore translucides, mais finement teintées en bleu. Il est possible qu'il s'agisse là d'un excès de fer ne pouvant être absorbé et qui est éliminé par les tubes de Malpighi, à moins qu'il ne se produise comme le pensent certains auteurs (MISSIROLI) (1925) une sorte de digestion secondaire des aliments dans les tubes de Malpighi. Nous avons essayé de vérifier la présence de sucre en pratiquant sur les tubes de Malpighi ainsi pleins de globules cristallins la réaction du sucre au thymol et acide sulfurique. Nous avons déjà signalé que nos résultats ne répondaient pas à notre espoir. Au cours de l'absorption d'un repas au fer, le nucléole des cellules paraît fortement imprégné de ce métal tout comme ceux des cellules absorbantes de l'intestin moyen. La lumière des tubes contient fréquemment pendant et après le repas des produits d'excrétion très faiblement basophiles et de forme irrégulière. Signalons que nous n'avons que très rarement constaté la présence de petites cellules jeunes ou de remplacement dans les tubes de Malpighi.

III. — L'INTESTIN POSTÉRIEUR

Il est divisé en trois parties : l'iléon et le colon que nous décrirons ensemble sous le nom d'iléocolon et le rectum.

L'ILÉOCOLON. — Le début de l'iléon est caractérisé par une courte zone à paroi mince et élastique dont la largeur est variable, en effet, suivant les coupes que l'on étudie et couverte de poils chitineux hérissés. A ce niveau la paroi intestinale est extrêmement mince comme au niveau de l'œsophage et réduite à une seule couche de petites cellules. Ce dernier fait est analogue à ce que nous avons vu chez la larve mais, chez cette dernière, nous n'avons pas observé la présence d'un revêtement de soies chitineuses.

C'est après cette zone d'aspect spécial que commence l'iléon proprement dit. On peut décrire les deux parties de l'intestin postérieur ensemble car elles présentent sensiblement le même aspect histologique. L'iléocolon est à paroi assez épaisse et plissée; il présente une double courbure qui est souvent à concavité d'abord dorsale puis ventrale, mais dont le plan d'orientation peut changer. Quoi qu'il en soit, il reste toujours en forme d'S très accusé. L'épithélium forme 5 ou 6 plis longitudinaux. Vu en coupe,

il a un aspect étoilé. Les cellules sont un peu plus petites que celles de l'intestin moyen (dimension : 12 à 15 μ). Elles sont du type cubique; leur cytoplasme un peu vacuolaire à la base, fasciculé du côté apical est bordé du côté de la lumière intestinale par une cuticule chitineuse. Les noyaux sont généralement d'assez petite dimension, de forme ovale ou bien allongée dans le sens de la cellule, assez fortement chromatiques, le nucléole est beaucoup plus petit que dans les cellules de l'intestin moyen. Ces noyaux sont situés généralement à la base de la cellule.

La deuxième partie de l'intestin postérieur ou colon se continue avec l'iléon sans aucune démarcation nette. Les seules différences avec l'iléon consistent, d'une part, dans le fait que les cellules sont un peu plus grosses et, d'autre part, dans l'épaisseur de la tunique musculaire, STEPHENS et CHRISTOPHERS (1906) ont constaté que toute cette partie du tube digestif est entourée d'une double et forte enveloppe musculaire, l'une longitudinale, l'autre circulaire. Les fibres circulaires sont externes, les fibres longitudinales sont internes dans l'iléon; dans le gros intestin, les fibres longitudinales deviennent externes et les fibres circulaires internes. Nous avons vérifié l'exactitude de ce fait. Il importe de signaler toutefois que la tunique musculaire de l'iléon est beaucoup plus puissante que celle du colon; cette constatation est à rapprocher des faits analogues que nous avons remarqués dans l'intestin postérieur de la larve.

Tandis que chez la larve, la transition entre le rectum et l'iléon est progressive, nous observons ici une différence de structure très accusée entre les deux organes, différence qui est encore accentuée par une disposition de la fin du colon constituant une sorte de valvule iléo-rectale.

LE RECTUM. — Le rectum est une chambre ovale, une dilatation ampullaire qui s'étend entre le colon et l'anus. La paroi est constituée par un épithélium très mince et enduit de chitine. Cet épithélium est formé de petites cellules aplaties; la tunique musculaire est extrêmement délicate. Le rectum est caractérisé par la présence de papilles rectales insérées du côté dorsal qui sont au nombre de six chez la femelle et de quatre chez le mâle. Ces papilles sont de forme ovoïde, constituées de grosses cellules épithéliales et contenant en leur centre une forte ramification trachéale.

Ces organes existent chez de nombreux Insectes. On en trouve chez les autres Diptères; chez les Lépidoptères elles sont très nombreuses. Certains auteurs leur attribuent un rôle glandulaire. Nous n'avons vu aucune image histologique pouvant faire penser à ce rôle sécrétoire. Pour

d'autres auteurs, leur rôle est de fragmenter l'entonnoir. Or ce dernier organe n'existe pas chez l'adulte. D'autres auteurs croient enfin qu'elles ont un rôle absorbant, nous ne les avons jamais vus contenir du bleu après un repas au fer traité par la méthode de Perls, ni contenir de graisse après un repas de sang. Nous envisagerons leur rôle physiologique dans le paragraphe suivant.

IV. — PHYSIOLOGIE DE LA DIGESTION

Nous envisagerons successivement l'étude de la physiologie du réservoir de nourriture, de l'intestin moyen, de l'intestin postérieur et du rectum. Cette étude portera sur la digestion des jus sucrés.

1^o PHYSIOLOGIE DU RÉSERVOIR DE NOURRITURE. — Ce qui caractérise le fonctionnement du réservoir de nourriture appelé aussi jabot ou diverticule œsophagien est le fait qu'il est un organe élastique, imperméable et ayant une motilité propre. L'élasticité se manifeste de diverses manières. Si on étudie par dissection cet organe, on constate qu'il contient des bulles d'air qui suffisent à distendre localement son enveloppe et qui se déplacent sans cesse. On peut se rendre compte de l'élasticité expérimentalement en faisant absorber à l'Insecte de l'eau sucrée colorée au rouge neutre. Si l'animal est affamé il se gorge de liquide pendant plusieurs minutes et l'on voit tout l'abdomen sauf la région dorso-postérieure se colorer en rouge. La dissection montre que seul le diverticule œsophagien est plein de liquide sucré et qu'il s'étend dans presque toute la cavité abdominale sauf la région occupée par la partie large de l'intestin moyen, les ovaires, les tubes de Malpighi et l'intestin postérieur.

L'imperméabilité a été mise en évidence par NUTTAL et SHIPPLEY (1902) qui ont montré que le jabot plein de nourriture, disséqué sans être rompu, pouvait rester plusieurs jours sur une table de laboratoire sans se dessécher. La motilité propre peut être étudiée de la façon suivante. Si on intoxique un *Culex* dans une atmosphère imprégnée de chloroforme et qu'on l'observe, avant qu'il ne soit mort, sous le microscope, on constate toujours que le diverticule œsophagien ventral est animé de mouvements péristaltiques qui sont facilement visibles grâce aux bulles d'air que contient l'organe et qui brillent à travers la paroi du corps. Ces mouvements se produisent d'avant en arrière et d'arrière en avant. NUTTAL et SHIPPLEY ont constaté que sur le jabot vide on observe dix-huit mouvements en deux minutes et quand le jabot est plein trente mouvements à la minute. Cette motilité est d'un caractère fort important car c'est elle qui

explique, d'une part, comment les aliments sont brassés dans le jabot et, d'autre part, comment ils sont expulsés dans l'œsophage et l'intestin moyen.

Quelle est maintenant la fonction des diverticules œsophagiens ? Cette question a été l'objet de nombreuses controverses. Nous laissons de côté l'opinion de GILES (1900) faisant de ces sacs un organe aérostique sans connexion avec l'œsophage et comparable aux sacs aériens des oiseaux. En fait, la dissection montre qu'ils ne sont pas entourés de trachées comme l'intestin moyen ce qui suffit à prouver qu'ils n'ont aucune fonction respiratoire. Cependant ces organes contiennent toujours de l'air sauf chez le Moustique naissant. Une partie de cet air provient d'après LEBREDO (1905) de la cavité de la pompe dont le calibre devient virtuel au moment de la succion. Cet air est projeté dans l'œsophage d'abord et ensuite dans les diverticules œsophagiens. D'autre part l'Insecte en piquant peut absorber quelques bulles d'air qui vont avec les liquides sucrés dans le réservoir de nourriture. Signalons que certains auteurs parmi lesquels SCHAUDINN (1904) ont vérifié que l'air du jabot contenait une proportion importante de gaz carbonique.

L'appellation de réservoir de nourriture est parfaitement justifiée, car, nous l'avons vu, ces sacs se remplissent des jus sucrés ingérés. Ces réservoirs jouent-ils un rôle au cours de la digestion du sang ? La question a été étudiée par MALCOLM MAC GRÉGOR (1927), WRIGHT (1924), ROY (1927), etc. MALCOM MAC GRÉGOR n'a jamais observé de sang à l'intérieur des diverticules œsophagiens. Après avoir fait piquer du sang par un Moustique à jeun, il a constaté que son abdomen se remplissait aussitôt de ce sang localisé dans l'intestin moyen. Si on interrompait le repas et si l'on plaçait le Moustique en présence d'une goutte de liquide sucré, on constatait alors que l'Insecte continuait son repas et que la face ventrale de l'abdomen prenait un aspect cristallin : le liquide sucré remplissait le diverticule œsophagien. Ce fait pouvait d'ailleurs être vérifié par la dissection. Si on renversait l'expérience, on constatait que le Moustique absorbait l'eau sucrée d'abord dans son diverticule et si ensuite il piquait du sang, il l'absorbait dans l'intestin moyen. Nous avons refait à plusieurs reprises ces expériences. Elles ont toujours donné le même résultat. La vérification de la première est d'ailleurs très facile. Il suffit d'observer un *Culex* ayant piqué du sang dans les 24 heures qui suivent le repas sanguin. Il absorbe toujours de l'eau dans son jabot si ce liquide est mis à sa disposition. WRIGHT a étudié également cette question et

a conclu que la fonction du jabot était supprimée en cas d'alimentation sanguine, cependant dans trois cas sur dix après la piqure, il a observé des traces de sang dans le jabot. En étudiant sur coupes histologiques, des *Culex* ayant piqué abondamment et n'ayant pas été dérangés jusqu'à ce qu'ils soient rassasiés, il nous est arrivé une fois de constater la présence d'hématies dans le diverticule œsophagien dorsal droit. Ce sang fixé trois ou quatre heures après le repas ne paraissait pas très altéré. ROY a constaté également que deux heures et demie après le repas, les quelques hématies que l'on pouvait trouver dans le jabot n'étaient pas déformées. On peut donc conclure que le sang absorbé va directement dans l'estomac. S'il en passe une petite quantité dans le jabot, cela provient généralement du fait que l'estomac étant plein, si l'Insecte aspire encore du sang, il se produit une surpression dans l'œsophage qui force la résistance du sphincter, du jabot, et quelques hématies peuvent y pénétrer, mais cela d'une façon tout à fait exceptionnelle.

Nous avons effectué sur *Culex pipiens* L. quelques expériences destinées à approfondir la question de la physiologie du diverticule œsophagien dans la digestion des jus sucrés. Des *Culex* hivernants ayant jeûné au laboratoire pendant 15 jours ont été mis en présence de sirop de sucre contenant une émulsion d'encre de Chine. Après le repas, la région de l'abdomen correspondant au jabot ventral se colore d'une teinte sombre. La constatation est encore plus nette avec des solutions sucrées colorées soit par le carminate d'ammoniaque, soit par le rouge neutre. Nous avons essayé de nous rendre compte par ce moyen de la durée du séjour de la nourriture dans le jabot. Cette durée nous a paru être fonction de la quantité de nourriture absorbée et être variable chez la femelle et chez le mâle. Par exemple, un Moustique femelle ayant sucé de l'eau sucrée colorée au rouge neutre pendant une demi-minute n'a plus rien dans le jabot une demi-heure après. Si la durée du repas a été de plus de deux minutes le jabot contient encore une quantité importante de nourriture 24 heures après. Parfois, quand la femelle est affamée et s'est gorgée au maximum, l'importance du repas est telle que le jabot contient encore des liquides colorés 4 jours après le repas. Chez le mâle, il semble que le jabot se laisse moins distendre que chez la femelle ou qu'il prenne les repas moins abondants. Après 12 heures, le jabot est généralement vide.

Y a-t-il digestion dans le jabot ? Il n'est pas douteux qu'il se produit dans cet organe un brassage des aliments, ce brassage se fait en milieu alcalin dans le jabot de la plupart des Insectes au contact des sucs sali-

vaires qui sont les seuls sucs digestifs intervenant dans les réservoirs de nourriture. Cette opinion est conforme à celle de PLATEAU (1874) et JOUSSET DE BELLESME (1875) sur la digestion dans le jabot des Insectes en général. Les aliments, disent ces auteurs, y subissent l'action des sucs salivaires amylolytique et invertissante et la réaction du jabot est en général alcaline. Chez le *Culex*, ces liquides ne paraissent pas particulièrement hémolytique et ont une action empêchante sur la coagulation du sang.

Y a-t-il absorption dans le jabot ? La plupart des auteurs répondent négativement. Cependant si on en croit MISSIROLI (1925) le jabot serait absorbant. Cet auteur fonde même sur cette base une théorie de la digestion d'après laquelle les sucs digestifs après avoir traversé la paroi du jabot seraient repris dans l'hémocoel par les tubes de Malpighi, digérés et déversés dans l'intestin postérieur. En fait, il ne paraît pas y avoir d'absorption à travers la paroi du réservoir de nourriture. Nous n'avons jamais observé dans cet organe de cellules absorbantes ni rien de comparable au travail de l'absorption constaté dans certaines cellules de l'épithélium intestinal. S'il y a absorption, ce qui est à démontrer, elle se passerait suivant un mécanisme tout à fait particulier sous forme, par exemple, d'échanges osmotiques, fait qui est d'ailleurs en contradiction avec ce que l'on sait sur l'imperméabilité du jabot prouvée par les expériences dont nous avons déjà parlé de ROY et de NUTTAL et SCHIFFLEY. Pour qu'il y ait digestion, il faudrait qu'il y ait des sucs digestifs. Or il semble qu'il n'y a pas de sécrétion. L'épithélium membraneux de cet organe pauvre en cellules, bordé de chitine ne paraît pas apte à la fonction sécrétante. On n'y observe pas de vacuoles ni de grains de sécrétion et rien au point de vue cytologique ne permet de penser qu'il s'agit là d'un épithélium sécrétant.

Pourquoi certains aliments sont-ils ingérés dans le jabot et d'autres directement dans l'intestin moyen ? Il est possible que lorsque l'Insecte pique du sang un réflexe se produise qui ferme automatiquement les petits sphincters que nous avons décrits à l'entrée du jabot. On comprend d'ailleurs que les globules rouges ne puissent passer que très difficilement dans les étroits orifices qui font communiquer le réservoir de nourriture et l'œsophage et dont la dimension est de 3 μ . A ce sujet nous avons fait l'expérience suivante. Si l'on fait absorber à un *Culex* mâle un repas constitué par une goutte de sang mélangée à une goutte de sirop, on est tout étonné de lui voir absorber le liquide rouge dans son jabot. Une étude

ultérieure de cet organe montre qu'il contient seulement un liquide coloré en rouge par l'hémoglobine provenant de l'hémolyse; mais aucune trace d'hématies.

Notons cependant que si la nourriture présentée à un Insecte contient quelques particules solides très fines elles peuvent aller dans le jabot. Une première preuve réside dans le fait que CHRISTOPHERS (1899) a observé la présence dans cet organe de levures ou de spores. SCHAUDINN (1904) a trouvé dans les réservoirs de nourriture, des champignons qu'il rattache aux Entomophthorés. Ils donnent des fermentations avec production de gaz carbonique et des enzymes qui seraient utilisés pour la digestion des jus sucrés. La présence de ces enzymes expliquerait, dit-il, la douleur causée par la piqure du Moustique. Nos constatations du développement d'une tumeur mycélienne dans le jabot d'un *Culex pipiens* L., confirment ces observations. Expérimentalement il est facile de faire absorber à des *Culex* du sirop mélangé à de l'encre de Chine. L'Insecte mis immédiatement après les repas dans un tube est tué et fixé à l'alcool absolu. Les coupes faites, après inclusion à la paraffine, montrent la présence dans la partie postérieure du jabot ventral de grains d'encre de Chine qui ont été repoussés dans le fond de l'organe par les mouvements péristaltiques. Ce qui est possible pour des grains d'encre de Chine peut se produire également avec des Levures, des Bactéries ou des Spores de petites dimensions.

L'étude physiologique du jabot montre donc que cet organe est utilisé particulièrement quand l'Insecte absorbe des jus sucrés¹. Pratiquement c'est dans ces cas seulement qu'il joue le rôle d'un réservoir de nourriture.

2^o PHYSIOLOGIE DE L'INTESTIN MOYEN. — Nous allons maintenant voir quel est le sort des jus sucrés ainsi absorbés :

Le jabot évacue par un phénomène de mérycisme une partie de son contenu dans l'œsophage et une certaine quantité de nourriture va remplir l'intestin moyen. Quelle sera la durée de la digestion dans cet organe ? Nous avons fait à ce sujet quelques expériences au moyen de sirop de sucre à 30 p. cent coloré par du carminate d'ammoniaque que nous avons fait absorber à plusieurs Insectes. Nous les avons sacrifiés à différentes heures après le repas afin d'observer les différents stades de la digestion. Ces animaux étaient tués au chloroforme, fixés au sublimé bouillant,

1. MAC GRÉGOR (MALCOLM) (1930), après diverses expériences arrive aux mêmes conclusions que nous sur le rôle du jabot. The artificial feeding of mosquitoes by a new method, which demonstrates certain function of the diverticula *Roy. soc. Trop. Med. Hyg.*, XXIII., 329-331.

lavés 24 heures à l'eau distillée inclus et examinés après coloration à l'hémalum. Un *Culex* tué immédiatement après le repas contient de la nourriture colorée dans l'œsophage et à l'entrée du proventricule. Il en existe dans le jabot dorsal, dans le jabot ventral, on en voit dans toute la longueur de la partie étroite de l'intestin moyen et des traces très faibles sont parvenues dans la partie large de cet organe. Si l'on tue l'Insecte 2 heures 1/2 après le repas, on constate qu'il a déjà effectué une véritable digestion car on trouve de la nourriture colorée dans l'intestin moyen, l'intestin postérieur et même le rectum. Il reste naturellement encore du carminate dans le jabot.

Pendant les jours qui suivent, les Insectes tués présentent sensiblement le même aspect. Les liquides ingérés dans le jabot sont donc envoyés par petites quantités et régulièrement dans l'intestin moyen. Après 4 à 5 jours, on ne trouve plus de nourriture colorée que dans l'iléo colon et le rectum. La digestion est terminée. Signalons que nous n'avons jamais constaté l'absorption du carminate d'ammoniaque par les cellules intestinales, ni sa présence dans les tubes de Malpighi.

La physiologie de l'intestin moyen est caractérisée d'abord par le fait que la nourriture se trouve enfermée dans un espace clos entre le sphincter œsophagien et le sphincter cardiaque. C'est entre ces deux organes qu'elle va subir un arrêt pendant lequel se produira l'action des sucs digestifs sécrétés, comme nous l'avons vu, principalement dans la partie antérieure de l'organe. C'est là encore qu'elle sera pour la plus grande partie absorbée.

Cette nourriture est en contact direct avec les cellules de l'épithélium intestinal. Nos recherches nous ont montré qu'il n'existe pas en effet d'entonnoir chez l'adulte. Cet organe ne se trouve d'ailleurs que chez les Insectes, larves ou adultes, qui prennent une nourriture solide. On observe cependant, avons-nous dit, sur les coupes transversales de l'intestin moyen en période digestive que la masse de nourriture colorée est, tout au moins au début de la digestion, généralement entourée par une sorte d'auréole claire interposée entre la nourriture et l'épithélium. Cette auréole particulièrement nette au début de la digestion du sang, mais visible aussi dans certains cas de digestion du sucre accompagné de lactate de fer, n'est ni l'entonnoir chitineux qui n'existe pas chez l'adulte, ni une véritable membrane péritrophique. Peut-être est-elle analogue à la membrane observée par CUENOT (1898) chez *Melolontha*. La constitution de cette membrane avait été étudiée chez divers Insectes par SIRODOT (1858)

qui la considère comme un produit muqueux sécrété par les parois de l'estomac. Signalons cependant que le mot muqueux prête à confusion car nous n'avons observé dans l'intestin moyen de *Culex* adulte aucune cellule sécrétant du mucus. Il s'agit là des ferments sécrétés par la partie antérieure du tube digestif dès l'absorption des aliments qui constituent une sorte d'enduit de l'épithélium.

La réaction de l'intestin moyen en cours de digestion est acide. Nos observations nous ont montré que le pH était compris entre 6 et 7.

Signalons que la disposition de l'épithélium dans l'intestin moyen est telle que les surfaces de contact de la partie sécrétante et des aliments sont augmentées par la présence de plis. Au niveau du bulbe proventriculaire, les coupes d'intestin contenant de la nourriture colorée montrent qu'il existe en ce point un grand nombre de replis de la muqueuse (voir fig. XI). Cette disposition fait penser que cette région présente au point de vue physiologique une certaine analogie avec la région des cœcums larvaires où les liquides alimentaires sont brassés au contact des sécrétions digestives. Le brassage des aliments a lieu ici grâce aux contractions rythmiques du sphincter œsophagien. Le long de la partie étroite l'intestin moyen présente des plis longitudinaux, transversaux ou obliques, parfois de légères dilatations ampullaires de forme compliquée qui multiplient également les surfaces de contact. La nourriture produit à son passage une excrétion intense des ferments qui se mélangent avec les aliments ingérés.

Cette partie sécrétante de l'intestin moyen est étroite, avons-nous dit, et ne se laisse que très peu dilater par la nourriture absorbée. Elle a une enveloppe musculaire assez forte. Elle est prise par ailleurs entre les muscles du thorax dans sa première partie et comprimée au début de l'abdomen par le jabot ventral plein de nourriture. Aussi les liquides entrant dans l'estomac vont-ils s'accumuler dans la partie large de cet organe. C'est là que l'on voit se produire les phénomènes de digestion proprement dits. A l'action des premiers ferments digestifs s'ajoutera celle des sucs sécrétés par les cellules du début du sac stomacal. Les aliments ainsi transformés seront aptes à être absorbés et digérés par les cellules du cul-de-sac postérieur de l'estomac.

Dans la partie postérieure absorbante, on observe la présence au cours de la digestion des sucres de nombreux replis de l'intestin, replis généralement transversaux formés par les contractions du réseau musculaire enserrant la muqueuse. Ces plis constituent tantôt des villosités péné-

trant dans la lumière stomacale tantôt des cavités sortes d'estomacs secondaires dans lesquels les aliments sont enfermés (voir fig. XII). Il existe dans cette zone des cellules absorbantes et des cellules sécrétantes, ces dernières étant peu nombreuses. L'absorption se fait sur toute l'étendue de la partie large de l'estomac, mais particulièrement dans la zone postérieure, dans la région où les tubes de Malpighi sont accolés à la paroi stomacale. Nos observations de repas sucrés au lactate de fer nous ont montré que ce métal absorbé par les cellules stomacales passait directement à ce niveau dans les tubes de Malpighi. Notons que si l'on donne à l'Insecte un repas composé uniquement de la solution de lactate de fer, sans sirop, le fer n'est pas absorbé et l'on n'en trouve aucune trace, ni dans l'épithélium, ni dans les tubes de Malpighi. Il résulte de cette constatation que le fer ne passe dans les cellules épithéliales de l'intestin moyen qu'à l'occasion de l'absorption des sucres. Nous avons signalé que, dans les repas sucrés au carminate, ce colorant n'est pas absorbé même s'il est ingéré avec un sirop, à plus forte raison quand il est ingéré seul. Ces faits montrent que l'épithélium intestinal sélectionne les aliments. Les cellules épithéliales n'ont donc pas un rôle purement passif. L'absorption intestinale n'a rien de commun avec une simple osmose. Elle est le résultat d'un travail actif de la cellule qui ne prend dans le contenu stomacal que certaines substances. Nous verrons par la suite, à l'étude de l'absorption du sang que l'activité de la cellule ne se borne pas à cela ; mais qu'elle est capable en plus de décomposer les aliments complexes et de faire la synthèse de corps nouveaux.

3° **PHYSIOLOGIE DE L'INTESTIN POSTÉRIEUR.** — La fonction principale de cette partie du tube digestif est l'évacuation des déchets. Ces déchets sont de deux sortes : résidus de la digestion de l'intestin moyen et excrétion des tubes de Malpighi.

Il n'y a pas dans l'iléo-colon de cellules sécrétantes. Il ne semble pas non plus qu'il y ait des cellules absorbantes. Au cours de la digestion des repas au lactate de fer on n'observe pas, en effet, d'absorption de cette substance par l'intestin postérieur. Le rectum ne nous a pas paru jouer un rôle absorbant. Sa muqueuse plate et chitineuse ne se prêterait pas à cette fonction. Les papilles rectales ne contiennent jamais de produits absorbés tels que des sels de fer dans les repas expérimentaux et elles ne paraissent pas avoir la moindre part dans l'absorption. Leur fonction ne peut être ici comme le disent certains auteurs de diviser la membrane péritrophique qui n'existe pas. Elles ont, comme l'a montré ERICH OTTO ENGEL

(1926) chez les Diptères, un rôle dans l'évacuation du gaz carbonique.

CONCLUSIONS. — Nous avons exposé dans ce chapitre la structure histologique de l'appareil digestif de *Culex pipiens* L. adulte. Après avoir décrit la disposition anatomique de l'œsophage et du carrefour œsophagien qui commande l'entrée des réservoirs de nourriture, nous avons distingué dans l'intestin moyen deux variétés de cellules : les unes sécrétantes, situées dans la partie étroite et au début de la partie large, les autres absorbantes situées dans la partie postérieure. Au point de vue de l'histophysiologie des cellules sécrétantes, nous avons montré au cours de la digestion des jus sucrés le rôle du noyau et du cytoplasme dans la sécrétion des ferments digestifs. Au point de vue de l'histophysiologie des cellules absorbantes, nous avons pu suivre les différentes phases de l'absorption après des repas sucrés au lactate de fer. Le fer révélé par la réaction du bleu de Prusse se trouve dans le cytoplasme, le noyau et le nucléole. Les tubes de Malpighi paraissent, en dehors de leur rôle excréteur, participer aussi à l'absorption des sels de fer. L'intestin postérieur (iléon-colon et rectum) semblent n'avoir pour fonction que l'évacuation des déchets alimentaires. Nous avons en terminant exposé la physiologie de la digestion des aliments simples insistant sur le rôle du jabot qui emmagasine les aliments et les envoie petit à petit dans l'intestin moyen où ils subissent l'action des ferments digestifs et sont absorbés. Cette étude n'a porté que sur la digestion des jus sucrés (sirop au lactate de fer). Nous allons maintenant envisager la digestion d'un aliment complexe : le sang. Son exposé fera l'objet du chapitre suivant.

CHAPITRE IV

LA DIGESTION DU SANG

I. — La digestion du sang chez quelques animaux hématophages.

Avant d'exposer nos observations sur la digestion du sang chez *Culex pipiens* L., il nous paraît intéressant de faire une courte revue des différents modes d'absorption de l'hémoglobine chez les animaux hématophages. Nous pourrons ensuite comparer la digestion du sang chez *Culex* avec les modes de digestion déjà décrits.

Parmi les animaux chez qui la digestion du sang a été étudiée, nous retiendrons :

Protozoaires : *Entamoeba histolytica*.

Anthozoaires : *Anemonia sulcata*.

Crustacés Isopodes : *Gnathiidae*, *Gnathia maxillaris*.

Arachnides : Ixodidés, *Ixodes ricinus*, *Ixodes reduvius*.

Insectes : Glossines, *Glossina palpalis*.

Vers : Hirudinés, *Hirudo officinalis*.

LA DIGESTION DU SANG CHEZ ENTOMOEBA HISTOLYTICA. — On voit fréquemment dans l'endoplasme de ces organismes des vacuoles contenant des hématies plus ou moins altérées par la digestion. Il est possible qu'il se forme un peu de biliverdine car certains auteurs comme MESNIL (1929) ont constaté la présence d'une coloration verte qui provient vraisemblablement d'un pigment formé au cours de la désintégration de l'hémoglobine.

CHEZ LES ANTHOZOAIRES. — *Anemonia sulcata* a été étudié par MESNIL (1901) qui a montré que les pigments provenant de la digestion du sang avaient les caractères de la biliverdine.

CHEZ LES GNATHIIDAE. — Pranizes. La digestion du sang a été étudiée par S. MOUCHET (1928). Cette digestion a lieu en milieu légèrement acide (pH 6); il existe trois types de digestion établis d'après la couleur de l'animal, cette coloration provenant elle-même de transformation du sang dans l'estomac. Pranizes rouges dans laquelle les hématies ingérées restent longtemps intactes. L'hémoglobine n'est pas altérée : elle donne la réaction des peroxydases à la benzidine. Cette hémoglobine permet d'obtenir des cristaux de Teichmann. Pranizes vertes chez lesquelles se produit une hémolyse immédiate avec transformation du sang en pigments verts par dégradation de l'hémoglobine. Ce pigment a les caractères de la biliverdine : il donne en particulier la réaction de Gmelin. Pranizes blanches qui n'absorbent que le plasma qu'elles transforment en graisses neutres colorables en noir par l'acide osmique et en rouge par le soudan III.

CHEZ LES IXODIDES. — La question a été étudiée par BATELLI (1891), NORDENSKIOLD (1912) et DIWANY (1919). Aucun de ces auteurs n'a observé chez ces animaux la transformation de l'hémoglobine en pigments biliaires. L'hémolyse des globules rouges donne des cristaux qui pour BATELLI sont des cristaux d'hémoglobine. Pour NORDENSKIOLD les cris-

taux observés dans l'estomac d'*Ixodes reduvius* seraient des cristaux d'hématoïdine analogues à ceux qui se forment dans les foyers hémorragiques banaux. Ces cristaux donneraient la réaction du fer. Les cellules de l'estomac s'emparent des cristaux par leurs pseudopodes et on observe, au cours de leur digestion intracellulaire « au sein du réseau protoplasmique des gouttelettes ou « petites balles » qui ont des réactions colorantes variables, mais qui ne sont pas des graisses vu qu'elles ne noircissent pas par l'osmium ». Après digestion de leur contenu, les cellules usées tombent dans la lumière intestinale et sont éliminées. Ce dernier fait a été observé également par BATELLI sur les Ixodidés et par BERLÈSE (1897) sur les Acariens en général.

DIWANY a trouvé dans l'estomac d'*Ixodes ricinus*, des cristaux roses à l'état frais, solubles dans l'eau, insolubles dans l'alcool et dans l'éther et ne donnant pas la réaction du fer. Ces cristaux une fois fixés sont insolubles et se conservent à travers toutes les manipulations; ce sont des cristaux d'hémoglobine. La digestion est très lente; elle dure un mois. L'étude cytologique de l'épithélium intestinal montre qu'il est constitué d'une seule variété de cellules dont le pôle apical présente une bordure irrégulière à activité amiboïde. Les cristaux sont englobés par les pseudopodes et subissent une digestion intracellulaire, se transformant en mottes présentant les affinités colorantes de l'hémoglobine. Ces mottes disparaissent et l'on trouve à leur place dans les cellules deux pigments : un pigment ocre ne donnant pas les réactions du fer et réfractaire aux colorants histologiques, un pigment noir insoluble dans l'eau, l'alcool, les alcalis dilués, soluble dans les acides dilués; l'alcool-acide employé pour le démasquage, le dissout en 20 minutes. Après cette destruction on constate que les grains avaient pour substratum des mitochondries. Le fer même, après démasquage, est introuvable dans la cellule intestinale. On l'observe à l'état de composé organique sous forme de pigments ocres donnant la réaction du fer au bleu de Prusse, dans les grandes cellules néphrocytaires situées à la face ventrale de l'animal.

CHEZ LES HIRUDINÉS. — La digestion du sang chez *Hirudo officinalis* a été étudiée également par DIWANY (1919). Au centre de la masse sanguine contenue dans l'estomac, on trouve des cristaux de biliverdine. A la périphérie on observe un laquage de sang et des plaques acidophiles d'hémoglobine au contact de la bordure en brosse de l'épithélium intestinal. Il n'y a pas de cristaux au contact de la cellule et il n'y a donc pas comme chez *Ixodes* de cristaux phagocytés. L'étude cytologique de la cellule intes-

tinale permet d'observer un pôle apical clair qui, par des colorations spéciales, se montre bourré de mitochondries se transformant d'abord en plastas et ensuite en vacuoles. Le reste du protoplasma cellulaire est constitué de vésicules que la fixation au Flemming montre remplies de graisse. L'hémoglobine se transforme donc en graisse. DIWANY signale en outre que les colorations au carmin de Best et au xylol iodé ont révélé la présence à la base des cellules de quelques flaques contenant du glyco-gène. Le fer est introuvable dans la cellule intestinale même après démasquage. Ce métal invisible dans l'épithélium intestinal s'observe dans les cellules du tissu bothryoïdal. On l'y trouve à l'état de composé organique. Après démasquage à l'alcool acide chlorhydrique à 8 p. cent, on peut le mettre en évidence par la réaction du bleu de Prusse.

CHEZ LES GLOSSINES. — L'étude de la digestion du sang chez ces Insectes a été faite par STULHMANN (1907) chez *Glossina fusca brevipalpis*. Cet auteur a observé l'existence dans l'estomac de cellules à levures. ROUBAUD (1919) a montré l'évolution de ces levures chez la larve, la nymphe et l'adulte de *Glossina palpalis*. La digestion du sang chez ces Insectes est de nature symbiotique. Nous signalons ce travail, particulièrement intéressant d'ailleurs, à titre de renseignement, car d'après son auteur un tel mode de digestion du sang par l'intervention des symbiotes intestinaux ne peut exister que chez des Insectes pupipares ayant une hémophagie stricte et ne buvant jamais d'eau. Les levures en question n'existent pas chez les autres Diptères. On n'en trouve pas en particulier chez les Culicidés qui tantôt se nourrissent de sang, tantôt absorbent de l'eau ou des sucres végétaux.

Voyons maintenant ce qui se passe chez *Culex pipiens* L.

II. — La digestion du sang dans l'intestin moyen.

Le sang ingéré passe directement dans l'intestin moyen ; nous avons vu qu'il ne pénètre pour ainsi dire jamais dans le jabot. Un phénomène à noter est l'émission par l'anus de petites gouttelettes transparentes : l'Insecte évacue à ce moment la plus grande partie du plasma sanguin qui est ainsi éliminé au cours même de la piqure. On peut penser cependant qu'il en reste quelques traces, mais la quantité d'albumine, de graisse et de sels minéraux restant dans l'estomac sous forme de plasma sanguin est insignifiante à cause de ce rejet même, surtout si on la compare aux globules rouges qui constituent la masse principale du bol alimentaire.

Nous aurons donc à considérer, au point de vue de la nature chimique de l'aliment étudié, les substances suivantes qui sont les constituants de l'hématie et sur lesquels va porter la digestion et l'absorption.

L'hémoglobine constitue la partie la plus importante..	86,79	p. cent
Les globulines viennent ensuite	10	—
La lécithine.	0,70	—
La cholestérine.	0,16	—
Les graisses et autres matières organiques.....	0,10	—
Les sels minéraux.	2,25	—

Sans donc oublier que toutes ces substances jouent un rôle dans la nutrition de l'Insecte, on peut considérer, en gros, que nous aurons surtout à nous occuper de l'hémoglobine et de la globuline qui constituent, de beaucoup, les éléments les plus importants de l'hématie.

Quel va être le sort de ces aliments dans le tube digestif du *Culex* et quelle en sera l'utilisation ?

L'absorption des globulines se ramène à un phénomène de la digestion de l'albumine, c'est-à-dire au passage dans l'intestin soit de substances directement assimilables comme la peptone, soit à la formation dans les cellules intestinales de graisses. Nos études porteront donc spécialement sur la digestion de l'hémoglobine.

Nous aurions désiré diviser chronologiquement les phénomènes de digestion. Cette tâche nous a paru impossible. En effet, la durée de la digestion du sang est conditionnée par deux facteurs éminemment variables : la température d'une part et la quantité de sang ingérée de l'autre. A 25° C une digestion peut durer 36 heures et quelquefois seulement 24 heures ; à 15° elle dure 4 à 5 jours ; à la glacière à 10°, 15 jours. Aussi avons-nous renoncé à ce projet de divisions chronologiques. Nous exposerons les faits les plus saillants de la digestion sans insister spécialement sur la question de durée.

Nous allons d'abord étudier ; a) les phénomènes apparents de la digestion sur le vivant. Nous étudierons ensuite ; b) les transformations du sang dans l'intestin moyen ; c) l'absorption au niveau de l'épithélium intestinal et la digestion intracellulaire ; d) le passage des aliments dans l'intestin postérieur. Nous rechercherons enfin ; e) quelle est la nature des déchets alimentaires.

a) DESCRIPTION DE LA DIGESTION SUR L'INSECTE VIVANT. — Signalons d'abord que le sang ingéré se trouve tout entier dans la partie postérieure

large de l'intestin moyen. Cet aliment ne fait que passer dans la partie antérieure étroite, sécrétante, de cet organe où il se charge de ferments digestifs. La quantité de sang absorbé peut être très grande par rapport à la taille de l'Insecte si l'animal n'est pas dérangé pendant la piqure. Dans ce cas, l'abdomen devient énorme et sur ses faces latérales on voit le sang par transparence, en particulier sous la surface des pleura complètement rouges et distendues.

L'estomac de *Culex* ayant piqué reste rouge pendant 6 heures environ à 18° ou 20° C, et dans la saison froide pendant 12 heures, parfois même davantage. Ce premier phénomène est on le voit d'une durée variable suivant la température. Si l'on tue l'Insecte et si l'on prélève par piqure une goutte de sang encore rouge contenu dans l'estomac pour faire une préparation microscopique colorée au Giemsa, on constate que le sang n'est pas coagulé, qu'il n'y a pas de réticulum fibrineux et que l'on est en présence d'un sang quasi-normal, dans lequel on distingue parfaitement les globules blancs avec leur noyau coloré et les globules rouges parfois à peine déformés, souvent intacts. La réaction des peroxydases à la benzidine est positive.

L'aspect de l'abdomen se modifie ensuite : il devient d'abord brun, ensuite noirâtre. A ce moment le sang est coagulé, généralement au bout de 24 heures. La digestion proprement dite commence alors. On constate que le caillot diminue peu à peu tandis que le volume des œufs, masse blanche qui occupe la partie postérieure de l'abdomen, augmente en proportion. Signalons qu'au cours de la digestion, le *Culex* absorbe plusieurs fois de l'eau dans son jabot et que l'abdomen se présente souvent comme divisé en trois parties d'avant en arrière : une partie antérieure cristalline (le jabot contenant de l'eau); une masse centrale noirâtre (le sang); une partie postérieure blanche (les œufs).

b) TRANSFORMATIONS DU SANG DANS L'INTESTIN MOYEN. — Si on examine les coupes transversales de l'intestin moyen de *Culex* au cours de la digestion, on constate que le caillot lui-même peut être divisé en trois zones :

1° Une zone centrale contenant des hématies non altérées.

2° Une zone moyenne qui contient un magma de globules rouges en cours d'hémolyse et paraissant plus ou moins vidés de leur contenu. Cette zone est caractérisée en outre par la présence d'un semis irrégulier de petits cristaux bruns dont le nombre varie suivant l'état de la digestion. La présence de ces cristaux a déjà été signalée par SCHAUDINN (1904).

3° Une zone périphérique constituée par une bande d'un brun très sombre qui contient un amas de très petits cristaux brunâtres semblables en tout point aux précédents mais pressés les uns contre les autres et formant autour du sang une enveloppe circulaire (pl. XVI, fig. 27).

Autour de ce caillot, nous trouvons l'épithélium intestinal, mais il faut noter qu'au début de la digestion, la masse sanguine est bordée d'une bande claire anhyste d'une épaisseur d'environ 6 à 8 μ composée d'une substance qui à l'état normal doit être semi-liquide et qui sur les préparations fixées et colorées par l'éosine prend une teinte rose assez délicate. Il ne s'agit pas là de la bordure striée des cellules épithéliales, mais des sucs digestifs qui entourent le caillot, provenant soit des cellules de la partie antérieure de l'estomac, soit d'une sécrétion « in situ » de certaines cellules de l'intestin moyen. Ces sucs digestifs sont acides, leur pH est de 6, leur action est hémolytique.

L'aspect que nous venons de décrire sur le bord du caillot est transitoire car, par la suite, les sucs digestifs ayant pénétré dans la masse alimentaire, cette bande éosinophile disparaîtra. On verra l'épithélium digestif étroitement accolé à la couche brune des cristaux.

Ces différentes parties de la goutte de sang contenue dans l'estomac ainsi disposées dans l'espace en trois zones nettement délimitées, correspondent, dans le temps, aux trois premiers stades de la digestion : chronologiquement, en effet, nous avons d'abord : une première période où le sang non encore atteint par les sucs digestifs est intact au point de vue de son aspect histologique. Ce stade correspond à la zone centrale tant qu'elle n'a pas été attaquée par les sucs digestifs. Une deuxième période dans laquelle l'hémoglobine se sépare du stroma globulaire : stade d'hémolyse premier résultat de l'action des sucs digestifs. Une troisième période pendant laquelle l'hémoglobine cristallise avant d'être absorbée : deuxième résultat de l'action des sucs digestifs.

Quelle est la nature des cristaux constituant la bordure du bol alimentaire ? Ils ont la forme d'un rectangle ou d'un losange allongé, et dérivent du système orthorhombique. A l'état frais, ils sont solubles dans l'eau, insolubles dans l'éther et dans l'alcool. Après fixation avec les liquides de Bouin, de Duboscq-Brasil, de Sémichon, le formol, l'alcool, ces cristaux sont de couleur brune foncée ; ils se conservent à travers toutes les manipulations, ils n'ont aucune affinité tinctoriale. Ces cristaux ont en somme les caractères des cristaux d'hémoglobine. Notons

que ces cristaux disparaissent dans les pièces fixées à l'acide osmique.

c) ABSORPTION ET DIGESTION INTRACELLULAIRE. — Nous venons d'étudier le contenu intestinal il y a lieu maintenant d'observer l'aspect des cellules de l'intestin moyen. Nous avons fait cette étude au moyen de coupes longitudinales et transversales d'une épaisseur de 5 à 6 μ qui nous ont permis d'observer la paroi intestinale sous ses différents aspects.

CELLULES SÉCRÉTANTES. — Nous ne reviendrons pas sur ce qui a été dit au chapitre précédent à propos des cellules sécrétantes de la partie antérieure de l'intestin moyen, nous tenons à signaler toutefois quelques détails sur les cellules sécrétantes que l'on observe dans la partie large de cet organe. On note sur certaines préparations, en particulier sur les coupes transversales, l'existence de bouquets de cellules sécrétantes dont la partie apicale et le noyau sont projetés en quelque sorte dans la lumière intestinale et rattachés à la basale par un pédicule. Le fait ne se voit pas toujours, il ne peut être observé que dans le cas où l'Insecte a pris une petite quantité de sang. Ces bouquets ont une situation latérale et correspondent aux pleura. Pareil fait ne s'observe pas sur l'intestin fortement distendu ; mais on peut le constater sur de nombreuses préparations faites au début de la digestion. Cet aspect est particulièrement net sur les pièces fixées au liquide de Sémichon. Ces cellules sécrétantes paraissent beaucoup plus rares ou quelquefois absentes après la fixation au liquide de Duboseq-Brasil. Le protoplasme de ces cellules est fortement vacuolaire particulièrement du côté basal, ce qui laisserait supposer que leurs fonctions sont peut-être doubles, à la fois sécrétantes et absorbantes.

CELLULES ABSORBANTES. — Le cytoplasme apical est caractérisé par une bordure en brosse plus ou moins aplatie suivant l'état de réplétion de l'intestin. Il contient de petits grains safraninophiles, enclaves dont la taille dépasse toujours celle d'une mitochondrie. A la partie basale on observe, après fixation au liquide de Sémichon ou de Duboseq-Brasil, la présence d'un grand nombre de vacuoles claires dont nous étudierons plus loin la nature.

Examinons maintenant les phénomènes qui se passent dans la cellule intestinale. Une première question se pose : les cristaux qui bordent le caillot sont-ils absorbés en nature par le cytoplasme cellulaire ?

Signalons tout d'abord qu'il n'existe pas d'englobement de ces cristaux par des pseudopodes, ce qui paraîtrait d'ailleurs peu compatible avec la présence d'une bordure en brosse. On trouve des cristaux dans cette dernière, mais ils sont extrêmement rares au pôle cytoplasmique

apical. Il est curieux de constater l'abondance de ces cristaux en bordure de la masse alimentaire et leur rareté dans le cytoplasme des cellules stomacales. Dans ces conditions, comment l'hémoglobine passe-t-elle dans le stroma cellulaire ? Nous avons tendance à croire que, d'une façon générale, cette substance est absorbée à l'état de solution. Nous avons, en effet, signalé qu'au cours de la digestion, si le *Culex* a de l'eau à sa disposition, il en remplit son jabot au moins une fois par jour. Cette eau est envoyée dans l'estomac par les contractions du jabot, elle se glisse entre l'épithélium et la bordure cristalline et, mélangée aux ferments digestifs, dissout les cristaux. Il se forme ainsi une solution d'hémoglobine qui est absorbée par le protoplasma apical avec lequel elle entre en combinaison. Il se produit alors une digestion intra-cellulaire dont les produits se trouvent dans les vacuoles de la partie basale de la cellule.

Qu'allons-nous trouver dans ces vacuoles ? Avec des fixateurs et les colorants ordinaires, on les voit remplies d'une substance claire ayant peu d'affinité pour les colorants. Deux produits peuvent être révélés dans ces vacuoles au cours de la digestion du sang : les graisses et le fer.

1°) *Les graisses.* — La coloration de Flemming nous montre que ces vacuoles sont, la plupart du temps, remplies de graisses noircies par l'acide osmique (pl. XVI, fig. 26). On peut observer en partant de la bordure en brosse et en allant vers la basale : d'abord des plastes plus ou moins safranophiles, puis, des vacuoles petites parfois de couleurs claires, parfois brunes, parfois centrées d'un point noir : ce sont les différents stades de la formation des graisses. Ce point noir paraît en effet augmenter de volume à mesure que l'on s'approche de la basale, et dans certains cas on observe au-dessous du noyau des masses graisseuses qui peuvent occuper toute la largeur de la cellule. On peut observer aussi l'existence de globules graisseux de forme allongée dans les espaces intercellulaires ou entre les cellules et la basale. Dans quelques cas on voit à la face ventrale de l'estomac des leucocytes accolés à l'épithélium intestinal qui paraissent englober la graisse dans leurs pseudopodes.

Il faut noter, en effet, qu'il existe dans la plupart des préparations une zone de l'épithélium stomacal paraissant particulièrement active au point de vue de l'absorption des graisses et dans laquelle on en trouve toujours pendant la digestion du sang. C'est la partie ventrale de la partie postérieure de l'estomac. C'est en ce point que se produisent le plus activement les échanges entre l'épithélium et le tissu interstitiel, soit directement, soit par l'intermédiaire des leucocytes. Nous croyons cependant que

toutes les cellules de la partie large absorbante de l'estomac peuvent se charger de graisses : en effet, nous avons vu sur certains Insectes étudiés histologiquement après quatre jours de digestion à 20° C toutes les cellules de la partie large de l'estomac chargées de grains noircis par l'acide osmique. Nous ne savons si ce fait est dû à une meilleure pénétration du liquide de Flemming ou à une plus grande activité d'absorption, nous pencherions cependant pour cette deuxième interprétation.

Quelle est l'origine de ces graisses ? Il y a évidemment quelques graisses absorbées en nature, mais nous avons vu qu'elles n'existent dans le sang qu'en petite quantité, puisqu'une bonne partie a été éliminée avec le plasma. Il y a aussi, il est vrai, les graisses absorbées en nature et provenant des hématies ; mais nous savons que ces graisses sont surtout constituées par des lécithines et de la cholestérine. Les lipoides se colorent mal par l'acide osmique de telle sorte qu'ils ne sont pas insolubilisés par le tetroxyde d'osmium et que souvent le xylol peut les détruire, laissant à leur place une vacuole claire. Or, les graisses que nous étudions sont nettement colorées en noir, il s'agit donc de graisses neutres, en particulier de trioléine, dont le pouvoir réducteur est très actif vis-à-vis de l'acide osmique. Ces graisses ne peuvent provenir que de la digestion intracellulaire : on n'en trouve pas en effet chez l'Insecte à jeun. Le protoplasma effectue donc la synthèse des graisses aux dépens des hématies, aliment complexe formé d'hémoglobine et de globulines.

La transformation des globulines en graisse n'est pas faite pour nous étonner, de nombreux auteurs ont déjà signalé que l'absorption d'aliments complexes donne des graisses dans le cytoplasme de la cellule intestinale. Parmi eux, CHAMPY (1911) a déjà démontré par ses expériences chez les Batraciens qu'après absorption d'une nourriture albuminoïde dégraissée par l'éther, il se produit dans la cellule intestinale de nombreuses vacuoles graisseuses qui sont les produits de la digestion intracellulaire. Il est donc vraisemblable qu'une faible partie des graisses que nous observons dans la cellule absorbante de *Culex* provient des globulines, mais ce corps n'entre que pour 10 p. cent dans la constitution chimique de l'hématie. Or, la quantité de graisses absorbées est énorme chez certains sujets, et dans quelques cas toutes les cellules absorbantes sont littéralement bourrées de grains noirs. La faible quantité de graisse contenue dans le sang ne saurait elle non plus, expliquer le phénomène. Il faut donc conclure que la plus grande partie des graisses provient du seul aliment existant en abondance dans l'estomac : l'hémoglobine.

La transformation de l'hémoglobine en graisse n'est pas un fait nouveau. La digestion intracellulaire des hématies, et leur transformation en graisse a déjà été constatée par DIWANY (1919) qui l'a étudiée au niveau du placenta, dans la cellule épithéliale du chorion (embryotrophe hématique) chez la Brebis, le Furet, le Chien et le Chat. Cet auteur a également montré la formation des graisses dans les cellules intestinales de la Sangsue aux dépens du sang ingéré. Si l'on recherche par ailleurs les transformations de l'hémoglobine en graisse dans les différents organes, on observe des analogies intéressantes qui montrent la généralité du fait que nous étudions : la moëlle osseuse par exemple, d'abord très rouge et gorgée d'hématies, devient au cours de son évolution un organe essentiellement grasseux. La graisse en effet se trouve en abondance dans les organes hématopoïétiques en général. Nous citerons à ce sujet les observations effectuées sur les œnocytes par PRENANT (1900) et celles de J. TURCHINI et J. VERNE (1923) sur l'hématopoïèse dans le pénis du Veau.

Les constatations faites par WIELOWIEJSKI (1883) sur les Oenocytes appelés aussi xanthocytes, ont établi les relations étroites entre ces cellules sanguines et les cellules adipeuses dont l'ensemble constitue le tissu hémostéatique de Graher. Le même fait a été signalé par PRENANT dans les cellules trachéales de l'organe rouge de la larve de l'Oestre du cheval, ces cellules sont des œnocytes. La substance contenue dans leur cytoplasme est de l'hémoglobine, elle en a les caractères spectroscopiques. DIWANY a montré que l'on pouvait tirer de ces cellules des cristaux de Teichmann. Cette substance est donc de l'hémoglobine empruntée à la muqueuse stomacale de l'animal sur lequel la larve est fixée. Or, les cellules de l'organe rouge de la larve d'Oestre se transforment progressivement en cellules adipeuses; le fait a été démontré par PRENANT. Voici, en résumé, comment il a décrit la succession des phénomènes de transformation : les plus petites larves sont uniformément rouges, la partie postérieure du corps étant toutefois plus vivement colorée (contenant plus d'hémoglobine). A mesure que l'animal se développe, l'organe adipeux s'individualise et augmente de volume tandis que l'organe rouge se limite au tiers postérieur du corps. Dans chaque cellule de la région intermédiaire, on observe un balancement remarquable entre la matière rouge (hémoglobine) et la graisse. La structure de la cellule montre qu'il existe dans le cytoplasme des filaments électivement colorables. Ces filaments représentent un cytoplasme de qualité supérieure, un ergatoplasme différencié qui est préposé à l'élaboration des matériaux grasseux.

La transformation des organes hématopoïétiques en tissus adipeux a été signalé par J. TURCHINI et J. VERNE dans leur étude embryologique du pénis du Veau. L'érythropoïèse s'effectue normalement dans le corps caverneux au cours de l'apparition des vaisseaux. Dans les premiers mois de la gestation, on observe dans les cavités vasculaires la formation d'hématies sous l'aspect de figures d'érythropoïèse qui peuvent, soit être disséminées sur les coupes, soit former de véritables nids de cellules hématopoïétiques. Par la suite, on constate dans les derniers mois de la gestation que les figures d'érythropoïèse disparaissent complètement. « Quand la formation des hématies est ralentie et touche à sa fin, disent ces auteurs, on constate qu'il existe encore un certain nombre de cellules mésenchymateuses indifférenciées. Quelques-unes vont subir une évolution surtout caractéristique chez le Veau où elle est très prononcée, mais qui se retrouve aussi chez les autres Mammifères. Ces cellules se transforment en éléments adipeux. La formation de graisse est typique et se fait suivant les types bien connus et maintes fois décrits : des mitochondries s'entourent d'une coque, des vacuoles graisseuses, de petite taille d'abord, apparaissent en se fusionnant, elles forment les grosses enclaves adipeuses dans la cellule développée. »

Il est donc prouvé que les cellules qui contiennent de l'hémoglobine peuvent donner naissance à des graisses, aussi bien dans les cellules épithéliales du chorion (embryotrophe hématique) et dans celles de l'intestin de la Sangsue, que dans les œnocytes et au cours de l'hématopoïèse des Mammifères. Nous avons nous-même constaté en étudiant la digestion expérimentale des caillots sanguins chez la larve de *Culex pipiens* L., que la cellule intestinale absorbante se chargeait d'une grande quantité de globules graisseux, le même fait s'observe aussi chez l'adulte.

Nous pouvons donc considérer la généralité du fait de la transformation de l'hémoglobine en graisses comme étant établi. Voyons maintenant comment se fait cette transformation dans le cas particulier que nous étudions. Il est bien difficile de connaître les détails de la digestion intracellulaire qui se fait à l'intérieur du cytoplasme. Cependant il n'est pas douteux qu'un rôle important dans l'élaboration des graisses est joué par les mitochondries, équivalent de l'ergatoplasme signalé par PRENANT chez l'Oestre du cheval, et dont l'action a été mise en évidence par CHAMPY dans ses travaux sur l'absorption intestinale chez les Batraciens. « Le plasma hyalin, dit cet auteur, assimile les aliments, c'est-à-dire les fait entrer dans sa substance, s'y combine. » C'est ce fait que nous obser-

vons quand nous voyons de petits cristaux d'hémoglobine ou une solution de cette substance disparaître au pôle apical de la cellule. Cette solution d'hémoglobine absorbée par le réseau cytoplasmique se décompose, vraisemblablement au contact des plastes. Une substance nouvelle, la graisse, est constituée aux dépens des éléments de cette hémoglobine par une véritable synthèse, au contact des mitochondries et des chondriocentes basaux et se localise dans les vacuoles observées.

2°) *Le fer*. — L'hémoglobine contient du fer dans une proportion d'ailleurs assez minime : 0,47 p. cent chez le Cheval disent la plupart des auteurs, 0,30 p. cent, affirment GILARDINI et LAPIQUE, cités par HUGOUNENCQ (1921). Chez l'homme d'après E. HÉDON (1929) le sang total d'un adulte ne contiendrait que 3 grammes de fer. Que devient cette substance au cours de la digestion intra-cellulaire ?

Nous avons cherché à mettre le fer en évidence dans la cellule intestinale. A l'avance deux difficultés étaient à prévoir, provenant, la première de la petite quantité du fer absorbé et la deuxième de la stabilité des composés organiques du fer dans l'hémoglobine.

On sait, en effet, depuis les travaux de MAC CALLUM (1894) que le fer existe dans les hématies à l'état de composé organique très stable, au point qu'il est impossible de déceler ce métal par les méthodes ordinaires de microchimie et que, même après démasquage prolongé, il ne donne aucune coloration bleue avec le ferrocyanure ou le ferricyanure de potassium.

Il semble cependant que si cette cellule intestinale peut faire la synthèse des graisses aux dépens de l'hémoglobine, c'est qu'elle est arrivée à désintégrer complètement au préalable la molécule de cette substance, et l'on peut penser que nous devons trouver le fer soit dans le cytoplasme cellulaire, soit dans les vacuoles. Or, il n'en est rien. Nos recherches microchimiques du fer après digestion du sang ont été négatives tant que nous avons employé des méthodes directes sans démasquage. Le fer n'existe donc pas dans la cellule à l'état métallique. Les recherches après démasquage rapide de 3/4 d'heure ou d'une heure dans l'alcool acide azotique ou sulfurique n'ont pu également déceler le fer. La combinaison organique de ce métal avec les corps cellulaires est donc très résistante et certains auteurs en ont conclu que le composé ferrique était tellement stable qu'il ne pouvait être démasqué.

Nous avons utilisé la méthode de démasquage de MAC CALLUM, par l'alcool-acide chlorhydrique pur à 3 p. cent pendant 24 heures. Après cette préparation, nous avons pu, en employant le procédé du bleu de

Turnbull au ferrieyanure, déceler la présence du fer dans les cellules de l'épithélium. C'est un fait assez curieux de constater sur les préparations ainsi obtenues que, d'une part, il existe dans la lumière intestinale un aliment contenant du fer qu'il est impossible de rendre visible, et que, d'autre part, on observe dans la cellule intestinale elle-même, après des manipulations compliquées et longues, il est vrai, une coloration bleue. Ce bleu ne laisse aucun doute sur le fait que cette cellule a complètement modifié l'aliment qui lui était présenté au point de réaliser aux dépens du fer hémoglobique indécélable un composé ferrugineux organique dans lequel le fer peut être mis en évidence.

Nous pouvons affirmer que le fer existe dans la cellule intestinale de *Culex* après digestion du sang; ce qu'on n'observe pas dans les cellules de l'insecte à jeun. La disposition du bleu après la réaction de Turnbull, varie quelque peu suivant les exemplaires examinés. Lorsque la quantité de fer est très minime, on en trouve seulement dans le nucléole du noyau de la cellule épithéliale absorbante. On peut d'ailleurs en trouver dans le noyau lui-même sous forme de grains bleus. Enfin dans de nombreux cas, nous avons constaté l'existence de fer au dessous du cytoplasme apical de la cellule. La bordure striée et la zone sous-basale qui est immédiatement au-dessous ne contiennent jamais de fer. Elles présentent une teinte analogue à celle du contenu de la lumière intestinale. Notons que la teinte bleue observée dans le cytoplasme est très légère et qu'une recoloration un peu forte par le carmin aluné peut la faire disparaître. La teinte bleue du nucléole au contraire résiste bien à ce colorant et il semble que le fer se localise avec une plus forte concentration dans cette partie du noyau (pl. XVI, fig. 21).

En signalant cette affinité du fer pour le nucléole chez *Culex pipiens* L. nous tenons à rappeler que cette constatation est en corrélation avec les faits observés dans les repas au fer chez la larve ou l'adulte et en parfait accord avec les observations faites par CUÉNOT (1898) au cours de ses expériences sur l'absorption de repas au fer par *Blatta germanica*. Cet auteur a constaté, en effet, chez cet animal qu'après le repas de fer le nucléole contenait toujours ce métal décelable par la réaction du bleu de Prusse.

Signalons par ailleurs que l'on retrouve du fer dans le nucléole des cellules des tubes de Malpighi, dans celui des cellules fixes du tissu interstitiel et dans le cytoplasme de certaines cellules de ce tissu. Le fer existe enfin en très grande quantité dans le vitellus des œufs. Signalons aussi que les grains de pigment jaunâtre des cellules péricardiques présentent net-

tement la réaction du fer et la conservent malgré la recoloration au carmin. Les leucocytes ont une très légère imprégnation du noyau par le fer; mais elle est faible et disparaît facilement (pl. XVI, fig. 21, 22 et 23).

III. — Digestion dans l'intestin postérieur et le rectum.

Sur l'Insecte vivant, quand la digestion dans l'intestin moyen est terminée, on peut voir par transparence dans l'intestin postérieur une petite masse noirâtre qui progresse lentement vers le rectum. Sur les coupes histologiques nous voyons dans l'intestin postérieur ou le rectum que la masse est granuleuse et prend mal les colorants. Cette substance est-elle l'objet dans l'intestin postérieur de phénomènes d'absorption? La recherche des graisses dans les cellules de cet organe est négative ainsi que la recherche du fer. Sans aller jusqu'à affirmer que l'absorption n'existe pas dans cette partie de l'intestin, nous pouvons dire que si elle existe, elle est très faible et peu apparente. Ces conclusions diffèrent de celles que nous avons obtenues chez la larve. Cela s'explique: en effet, cette dernière absorbe une nourriture très variée se composant souvent de produits d'une faible valeur alimentaire et d'une assimilation difficile. De là, vraisemblablement, l'adaptation de son intestin postérieur à l'absorption. L'adulte au contraire se nourrit de jus de fruits et de sang, aliments très riches et pour ainsi dire directement assimilables dès le premier contact avec la muqueuse intestinale. Dans ces conditions, on comprend que l'intestin postérieur ne conserve que le rôle d'évacuateur des déchets. Dans le rectum, nous n'avons pas trouvé des preuves visibles d'absorption. La muqueuse fine de cet organe revêtue d'un enduit chitineux ne s'y prêterait guère. Dans les grosses cellules épithéliales, qui constituent les papilles rectales, il n'existe ni graisse, ni fer. Là donc encore nous ne trouvons aucune image cytologique de l'absorption. Il semble donc que l'intestin postérieur et le rectum ne présentent d'intérêt qu'au point de vue de l'étude de la nature des substances qu'ils transportent. C'est cette étude que nous allons poursuivre dans ce dernier paragraphe.

IV. — Étude des déchets de la digestion.

La digestion du sang laisse-t-elle des déchets? On peut le penser, et, dans ce cas, quelle est leur nature? Pour s'en rendre compte, il est nécessaire de placer l'Insecte en cours de digestion dans un tube de verre. Il y

vit fort bien si l'on maintient imbibé d'eau le coton hydrophile qui ferme l'extrémité du tube. Au cours de cette digestion, des Insectes déposent sur les parois de verre leurs matières fécales. Il suffit, quand la digestion est terminée, de dissoudre ces déchets dans quelques gouttes d'eau distillée pour avoir une solution sur laquelle on peut faire les examens chimiques pouvant servir à établir les caractères principaux de ces matières.

Il importe de signaler que cette étude est par avance entachée d'erreurs. En effet, l'intestin postérieur et le rectum contiennent, en plus des déchets provenant de l'intestin moyen, les produits de l'excrétion des tubes de Malpighi qu'il est impossible de séparer. Les examens chimiques que nous allons faire porteront donc, non sur les déchets digestifs seuls; mais sur la totalité des excreta de l'Insecte après une période de digestion. Nous avons d'abord étudié la solubilité des matières. Elles sont partiellement solubles dans l'eau, dans l'alcool et dans l'éther, facilement solubles dans les alcalis dilués, peu solubles dans les acides dilués et dans le chloroforme. Elles ne contiennent pas de substances albuminoïdes; en effet la réaction de biuret est négative [ainsi que la réaction xanthoprotéique. Signalons que la recherche du fer est également négative.

DAVY (1846) avait déjà signalé la présence d'acide urique dans les excréments des Moustiques. Nous avons vérifié le fait en pratiquant la réaction de la Murexide. Les excreta sont mis en solution dans quelques gouttes d'eau distillée, placés dans une capsule de porcelaine et évaporés à siccité avec une goutte d'acide azotique. On obtient une empreinte rougeâtre au fond de la capsule qui, exposée aux vapeurs ammoniacales, prend une coloration pourpre. Nous avons pratiqué le dosage de l'acide urique par la microméthode d'Etienne et Verain au moyen du photomètre de Vernes, Bricq et Yvon. La quantité de produits uriques excrétés en 6 jours au cours de la digestion d'un repas sanguin s'est élevée en moyenne à 0 milligr. 127.

On trouve habituellement de la Guanine dans les excreta des Insectes. MILLOT en a trouvé dans les déchets des Arachnides. Nous avons traité les excréments par l'acide chlorydrique à 1 p. 100 et n'avons pu obtenir des cristaux de chlorhydrate de Guanine. Si donc cette substance existe, elle doit être en quantité infime.

Reste-t-il de l'hémoglobine? Si on pratique sur le contenu d'un tube la réaction de Weber à la teinture de Gaïac, cette réaction est négative;

par contre la réaction de Meyer à la phénolphtaléine est positive. Faut-il en conclure qu'une partie de l'hémoglobine a été éliminée sans être absorbée ? Ce serait imprudent : en effet, la réaction de Meyer est extrêmement sensible, mais, si elle est positive avec la moindre trace d'hémoglobine, par contre, elle n'est pas spécifique. Toutes les peroxydases la donnent ; divers composés chimiques la donnent également. Si donc il se peut que cette réaction provienne d'une trace d'hémoglobine restant de la digestion, il est possible aussi qu'elle provienne des substances éliminées par les tubes de Malpighi. Pour essayer de résoudre la question nous avons tenté de réaliser des cristaux de Teichmann avec une solution des excréta dans de l'eau chlorurée. Ces essais ne nous ont donné qu'un résultat négatif.

A un autre point de vue, notons que la réaction de Gmelin est négative. Cette réaction prouve que les transformations de l'hémoglobine se produisant dans le corps du *Culex* ne donnent pas naissance finalement à des dérivés de l'hémoglobine du type bilirubine ou biliverdine.

CONCLUSIONS

Nous avons donc, après une brève revue des différents modes de digestion du sang chez quelques Invertébrés, étudié les transformations de cette substance dans l'intestin. Cette digestion comporte d'abord la formation d'un caillot sanguin et de cristaux d'hémoglobine ; ensuite l'absorption et enfin la digestion intracellulaire. Dans la cellule intestinale absorbante on observe la désintégration de l'hémoglobine et la formation, d'une part, au niveau des plastes et des vacuoles, de graisses neutres, d'autre part, la mise en liberté du fer avec ses diverses localisations en particulier dans le cytoplasme périnucléaire, le noyau et le nucléole. Nous avons enfin signalé en quelques mots les principales caractéristiques chimiques des déchets de la digestion.

Il est intéressant pour terminer de comparer la digestion expérimentale du sang chez la larve avec la digestion normale du sang dans l'intestin de l'adulte. Il existe, avons-nous dit, entre ces deux intestins, une différence anatomique très importante : la larve possède dans la lumière intestinale, une membrane chitineuse, l'entonnoir, l'adulte n'en possède pas. Cette différence dans la disposition anatomique doit influencer sur le processus de la digestion, en particulier sur la digestion intracellulaire. Nous en aurons la preuve spécialement en considérant l'histophysiologie de la cellule absorbante chez la larve et chez l'adulte en particulier

par l'étude comparée de la formation des graisses et de l'absorption du fer.

Pour ce qui est des graisses. — Chez la larve au cours de la digestion du sang il semble que la destruction de l'hémoglobine se fait entre l'entonnoir et l'épithélium, au sein de la membrane péritrophique. On constate en effet que la graisse se forme au contact des filaments de la bordure striée de l'épithélium intestinal. Elle paraît être le produit d'une digestion extracellulaire. Cette graisse ainsi constituée est absorbée au pôle apical où on la trouve en grande quantité, vraisemblablement localisée dans la zone de Golgi, en effet la disposition des vacuoles graisseuses se rapproche beaucoup de celles que l'on observe dans l'imprégnation de l'appareil de Golgi de la cellule absorbante par la méthode de Cajal. Chez l'adulte, au contraire, la désintégration de la molécule d'hémoglobine ne se fait qu'après absorption de cette substance par le cytoplasme apical et seulement dans la partie moyenne de la cellule. La graisse est le produit d'une digestion intracellulaire et ne paraît être formée qu'au contact des chondriocotes basaux, on la trouve en effet uniquement dans la partie basale de la cellule.

Pour ce qui est du fer. — On peut faire des constatations analogues après la digestion du sang chez la larve. Le fer ne peut être démasqué dans la masse alimentaire composée d'hématies, il en est de même dans l'entonnoir et la membrane péritrophique traversés par l'hémoglobine à l'état de solution, il en est de même, encore, dans les filaments de la bordure striée de la cellule épithéliale. Par contre, la cellule épithéliale entière contient du fer colorable en bleu après démasquage aussi bien dans le cytoplasme apical que dans tout le reste du cytoplasme cellulaire, dans le noyau et le nucléole.

Nous avons vu par ailleurs que chez l'adulte il est impossible aussi de décélérer le fer dans le contenu intestinal et dans la bordure striée, mais on ne peut pas comme chez la larve le mettre en évidence dans le cytoplasme apical situé immédiatement au-dessous de cette bordure. Dans les coupes non colorées on observe, en effet, une zone constituée par cette bordure et une fine tranche de cytoplasme qui présente exactement la même teinte jaunâtre que le contenu intestinal et la bordure en brosse. On peut donc penser que cette même teinte correspond à l'imprégnation par la même substance : solution d'hémoglobine non encore désintégrée. Dans cette partie de la cellule, en effet, le fer ne peut être mis en évidence, même après démasquage. Ce n'est que dans le noyau et dans le cytoplasme

qui l'entoure que la présence du fer peut être constatée. Chez l'adulte donc, l'absorption du fer nous montre aussi que le processus de digestion est complètement intracellulaire et retardé par rapport à ce que nous avons vu chez la larve.

En somme chez la larve, nous observons grâce à la présence de l'entonnoir et de la membrane péritrophique un processus de digestion du sang accéléré. Nos observations permettent donc de penser que la désintégration de l'hémoglobine est extracellulaire, elle se fait entre l'entonnoir et l'épithélium, la cellule absorbant ensuite au niveau de la bordure en brosse le fer organique et les graisses en nature. Chez l'adulte, au contraire, les phénomènes digestifs se rapprochent davantage de ceux que CHAMPY a décrits chez les Vertébrés. C'est une digestion entièrement intracellulaire comportant l'absorption de la solution d'hémoglobine au pôle apical de la cellule, la formation d'un complexe protoplasme-aliment dans le cytoplasme périnucléaire avec à ce niveau la désintégration de l'hémoglobine au contact des mitochondries et du noyau. Cette digestion se termine enfin par la synthèse de substances nouvelles au niveau des chondriocentes basaux : graisses en particulier que l'on trouve dans les espaces intercellulaires et dans les vacuoles à la partie basale de la cellule.

CHAPITRE V

LE TISSU ADIPEUX OU CORPS GRAS

Ce tissu se différencie chez l'embryon aux dépens du feuillet mésodermique. Il existe chez la larve, la pupe et l'adulte et joue un rôle important à ces trois stades du développement de l'Insecte comme nous le verrons par la suite. Son étude est délicate. Il présente en effet de nombreuses variations d'aspect qui sont en corrélation avec l'état du sujet étudié, son âge et le régime auquel il est soumis. Ces modifications s'expliquent facilement car ce tissu a pour fonction d'une part la mise en réserve des substances nutritives et d'autre part l'épuration de l'organisme et l'accumulation des déchets.

Le corps gras a été étudié par de nombreux auteurs. FABRE (1863) a fait sur ce sujet des recherches importantes chez la larve de *Sphex*. LEYDIG (1863), LINDEMAN (1864), LANDOIS (1865), WIELEJOWIEJSKI (1883) et HENNEGUY (1897) ont poussé plus avant la connaissance his-

tologique du corps gras et de ses fonctions. BERLESE (1899) l'a étudié chez un grand nombre d'insectes parmi lesquels *Culex spathipalpis* Rdi. PÉREZ (1902 et 1910) en a donné une étude complète chez la Fourmi rousse et chez *Calliphora erythrocephala* Mg. HUFNAGUEL (1918) l'a étudié également chez *Hyponomeuta padella* L. Enfin MILLOT (1926) a décrit le « tissu interstitiel » des Arachnides qui présente quelques analogies avec le corps gras des Némocères.

Ce tissu se trouve dans toute l'étendue de l'organisme : la tête, le thorax et l'abdomen. Il est situé entre les différents organes céphaliques et thoraciques. Dans l'abdomen, il double entièrement la paroi du corps avec laquelle il est en contact étroit par sa paroi externe et il est par sa face interne en rapport avec les viscères de l'Insecte. Il présente une disposition symétrique. La plupart des auteurs distinguent dans le corps gras abdominal deux zones : l'une distale ou périphérique, sous-dermique, l'autre proximale, interne ou péri-intestinale. Chez l'adulte, nos études porteront spécialement sur le corps gras abdominal qui est le plus important en étendue. Il ne se différencie de celui de la tête et du thorax que par deux points : d'une part il contient de nombreux leucocytes et d'autre part il est en rapport avec la partie absorbante de l'intestin et avec les tubes de Malpighi. Cette disposition anatomique permet de penser que les fonctions du corps gras abdominal doivent être particulièrement actives. Ses cellules constituent en effet un ensemble de travées entre lesquelles se trouvent des lacunes dont un certain nombre sont occupées par les tubes de Malpighi et les trachées.

Chez un grand nombre d'Insectes, les Diptères supérieurs en particulier, un tissu adipeux spécial se forme chez l'adulte. Si l'on veut connaître l'histologie du corps gras, il est donc nécessaire d'en étudier les cellules constitutantes chez la larve d'abord, au cours de la métamorphose ensuite et enfin chez l'adulte où l'on assiste à la régression progressive du corps gras larvaire qui est remplacé par un organe nouveau, le tissu adipeux imaginal. BERLESE a montré que ces faits ne s'observent que chez les plus élevés des Némocères et qu'au contraire chez les Diptères moins élevés en organisation, chez *Culex spathipalpis* Rdi, le tissu adipeux est le même chez la larve et chez l'adulte. Chez *Culex pipiens* L. il en est de même et les choses se passent au point de vue des modifications du corps gras suivant un processus analogue à celui que PÉREZ a décrit chez la Fourmi rousse. Dans ces conditions, il nous suffira de décrire l'aspect histologique des cellules constitutantes du corps adipeux

chez la larve et de voir les modifications qu'elles subissent aux différents stades de la vie de l'Insecte.

Il semble aussi que les choses sont assez simples au point de vue des types de cellules que l'on peut trouver dans le corps gras. En effet, tandis qu'il existe dans le tissu adipeux des Hyménoptères une grande variété de cellules ayant chacune des fonctions déterminées : cellules adipeuses, cellules uriques, œnocytes, cellules à bactéroïdes, etc., chez les Culicidés, au contraire, les cellules constituant le corps adipeux sont d'un type uniforme qui correspond au « trophocyte » de BERLESE et de PÉREZ. C'est cette cellule qui joue le double rôle physiologique d'emménagement des réserves et d'accumulation des déchets. Cette cellule constitue ce que l'on peut appeler « la cellule fixe » du tissu adipeux par analogie avec la cellule fixe du tissu conjonctif des Mammifères. Nous trouvons en outre dans le corps gras abdominal des leucocytes qui nous ont paru pouvoir être classés comme « éléments mobiles », suivant la même analogie.

C'est donc par l'étude histologique du « trophocyte » que nous commencerons notre étude du corps gras. Nous étudierons successivement les aspects de cette cellule chez la larve, la puppe et l'adulte. Nous donnerons ensuite quelques renseignements sur ce que nous avons observé à propos des leucocytes. De cette étude histophysiologique nous chercherons enfin à déduire quelques idées sur la physiologie du corps gras. Au cours de ce travail, nous signalerons quelques observations que nous avons faites au sujet des cellules péricardiques qui, bien que rattachées à l'appareil circulatoire, nous ont paru pouvoir être décrites en même temps que le tissu adipeux.

I. — Étude du tissu adipeux chez la larve.

1^o) Nous avons étudié le corps gras chez la larve de *Culex pipiens* L. à différents stades. D'abord chez la larve âgée de deux jours qui a une dimension de deux millimètres. Ces larves ont été tuées, fixées au liquide de Duboscq-Brasil et incluses à la paraffine, coupées et colorées à l'hémalum-éosine. Le tissu adipeux est formé par une légère couche sous-dermique de cellules constituées d'éléments à contours irréguliers d'une dimension de 10 à 15 μ et accolés les uns aux autres. Ces cellules ont un noyau irrégulier d'une dimension de 5 μ et contenant un gros nucléole plasmatique. Leur cytoplasme est fortement basophile d'aspect réticulé formant de petites vacuoles claires et irrégulières dont le contenu est dissous par le

xylol au cours de l'inclusion. En dehors de ces vacuoles, on ne distingue pas d'autres variétés d'enclaves cellulaires. Après fixation de petites larves par le liquide de Flemming, on se rend compte que les vacuoles sont entièrement occupées par de la graisse colorée en noir par l'acide osmique. Les réserves de graisse commencent donc à s'accumuler chez la larve dans les premiers jours de son existence.

2^o) Chez la larve ayant subi une première mue ou larve du deuxième âge, les cellules du corps gras ont une dimension de 15 à 18 μ . Elles présentent le même aspect. Le cytoplasme est moins basophile; il ne contient encore que des enclaves graisseuses (pl. XVII, fig. 30). Dans la partie postérieure du corps, on trouve dans les cellules grasses de la périphérie quelques rares petites granulations réfringentes brunes dont nous reparlerons par la suite.

3^o) Chez la larve ayant déjà atteint son développement complet (quatrième âge), le trophocyte est une cellule de forme parfois arrondie, généralement irrégulière, polygonale par pression réciproque des cellules entre elles et dont les limites exactes sont parfois assez difficiles à définir. Les dimensions sont d'environ 20 à 22 μ . Le noyau est toujours d'une forme irrégulière mais il reste massif de forme et ne subit pas l'allongement décrit par PÉREZ pour le noyau de la cellule grasse de la Fourmi rousse. Il présente cependant des angles plus ou moins aigus d'où partent les trabécules radiés du cytoplasme. Les dimensions du noyau sont de 6 μ . Il contient un gros nucléole plasmatique. Nous verrons par la suite que son nucléole paraît avoir un rôle actif dans la physiologie cellulaire.

Le réticulum cytoplasmique de ces cellules a perdu ses propriétés basophiles; il est presque incolore tant il est délicat et forme une trame extrêmement fine, dans laquelle on trouve des enclaves diverses. On voit d'abord des espaces vides de forme arrondie qui sont comme nous le verrons par la suite les emplacements des globules de graisse, puis, des boules hyalines claires et acidophiles dont nous préciserons plus loin la nature. Ces boules sont très nombreuses, un peu plus petites que les globules graisseux. Nous trouvons enfin des grains réfringents bruns plus fins que les boules hyalines et plus ou moins abondants. Ils se trouvent surtout dans le tissu interstitiel sous-cuticulaire ou périphérique. Signalons que nous n'avons pas vu de figure de mitose ou de division directe au cours de l'examen du corps gras chez les larves. Il semble donc que le nombre de cellules reste constant et qu'elles augmentent de dimensions mais non de nombre à mesure que l'Insecte croît. Au cours de cette aug-

mentation de volume, les enclaves de diverses natures se multiplient et grandissent. Nous allons maintenant étudier la nature des enclaves cytoplasmiques (pl. XVII, fig. 33).

Nature des graisses. — Ces graisses, avons-nous dit, apparaissent chez la larve très peu de temps après sa naissance. Pour étudier leur nature, nous avons fixé des larves de différents stades par le liquide de Flemming et cette technique nous a montré que les graisses sont colorées en noir franc par l'acide osmique. Ce sont donc des graisses neutres. La dimension des globules graisseux varie de 5 à 6 μ leur forme est ovale ou sphérique. Nous avons déjà signalé que les graisses sont d'autant plus abondantes que la larve est mieux nourrie et que la nourriture protéique, jaune d'œuf cuit ou caillot sanguin, est celle qui donne les larves les plus grasses. Ajoutons qu'après chromisation par la technique de Regaud les boules graisseuses se montrent souvent comme entourées de fines granulations prenant l'hématoxyline, fait qui démontre la nature mitochondriale de ces enclaves.

GLOBES HYALINS OU GRAINS ALBUMINOÏDES. — On observe dans le protoplasme des cellules adipeuses larvaires un nombre variable de grains d'une dimension de 4 à 5 μ qui à l'état frais sont brillants et qui après fixation gardent une transparence hyaline et un aspect homogène. Ces grains se colorent en rose par l'éosine, en jaune par l'acide picrique et l'orange; certains se colorent par le vert lumière; ils gardent nettement l'hématoxyline après chromisation par la technique de Regaud et de même restent fortement colorés par la fuchsin dans la technique d'Altman, faits qui indiquent leur origine mitochondriale. Ces grains sont insolubles dans l'eau, dans l'alcool et dans le xylol. La réaction de Milon est positive, la réaction de l'encre de Derrien et Turchini au perchlore de fer les colore en noir franc. Ces résultats permettent de conclure à leur nature albuminoïde.

En somme les enclaves contenues dans le cytoplasme des trophocytes larvaires sont des réserves graisse et albuminoïdes. Ces enclaves augmentent progressivement pendant les stades larvaires. La vie de la larve ne paraît pas avoir d'autre effet que d'accumuler ces réserves. Nous trouvons aussi dans le cytoplasme de la cellule grasse larvaire quelques petits grains sombres réfringents d'ailleurs peu nombreux. Ils sont peut-être assimilables aux grains basophiles décrits par BERLÈSE sous le nom de pseudo-nuclei. Notons dès maintenant que ces grains paraissent surtout localisés à la périphérie du tissu adipeux et à la partie postérieure du

corps. Ils sont généralement peu nombreux et de petite taille, leur nombre augmentera dans les cellules du tissu adipeux de la nymphe. Nous les étudierons dans le paragraphe suivant.

II. — Étude du corps gras au cours de la métamorphose.

Les modifications que nous observerons dans le corps gras sont les conséquences du métabolisme intense qui se produit dans le corps de la puce au cours de la transformation de la larve en imago.

BERLÈSE signale que la cellule devient sphérique chez le *Culex spathipalpis* et chez la Fourmi rousse, PÉREZ signale une diminution de dimension d'environ 300 fois chez *Calliphora*. Nous ne nous sommes pas rendu compte de variations aussi importantes chez *Culex pipiens* L. La forme des cellules reste irrégulière et les modifications ont été surtout observées au point de vue de la transformation des enclaves.

1°) GRAINS ALBUMINOÏDES ET GRAISSES. — BERLESE a montré chez *Culex spathipalpis* Rdi, que dans la région antérieure du corps les vacuoles sont fort augmentées de volume et ont doublé ou même sont trois fois plus grosses que dans les stades précédents. Les unes sont formées d'une substance homogène. D'autres, d'origine différente, plus petites ou aussi grosses sont composées d'une substance granuleuse et doivent dériver comme chez *Calliphora* de la dissolution des muscles larvaires. D'après Ch. PÉREZ on observe chez la Fourmi rousse à la fin de la nymphose dans la région thoracique une diminution des grains albuminoïdes. Cette substance ayant été utilisée vraisemblablement dans la formation des muscles thoraciques, il ne reste comme réserve que des enclaves grasses dans les cellules du tissu adipeux. D'après nos observations à la fin de la période nymphale, on constate que le cytoplasme des trophocytes de la région thoracique est devenu granuleux et très faiblement colorable par les couleurs acides. Les enclaves hyalines existent toujours, peut-être un peu moins nombreuses, teintées tantôt en rose clair, tantôt en jaune pâle par l'éosine-orange mais sont toujours d'un aspect parfaitement homogène. Leurs dimensions sont de 4 à 5 μ . Les graisses existent en abondance et les noyaux sont comprimés et déformés par la pression des enclaves et réduits à une petite masse basophile de forme rectangulaire ou triangulaire (pl. XVII, fig. 31). Ces enclaves grasses ont une dimension variant entre 10 et 12 μ , c'est dire qu'elles ont là une taille beaucoup plus forte que celles que nous avons observées chez la larve.

Dans la région abdominale chez la Fourmi rousse, PÉREZ à établi la disparition des vacuoles albuminoïdes qui se transforment en graisse « in situ ». Nos observations sur la nymphe de *Culex pipiens* L. nous ont montré que le corps gras de la région abdominale est caractérisé par la rareté des grains albuminoïdes et l'abondance des graisses. On observe de plus dans le corps gras périphérique de la partie postérieure de l'abdomen une assez grande abondance de petits grains brunâtres. Ce sont eux que nous allons décrire sous le nom de grains réfringents.

20) GRAINS RÉFRINGENTS. — Ces grains que BERLESE appelle les « dépôts d'excrétion » auraient, d'après cet auteur, chez *Culex spathipalpis* Rdi, diminué de taille et de nombre pendant la métamorphose. L'étude que nous avons fait du corps gras de la pupe pendant cette période nous amène à une conception légèrement différente. Les grains réfringents sont assez abondants chez la pupe de *Culex pipiens* L. et c'est chez elle que l'on peut les étudier le plus facilement. On les trouve en quantité énorme chez la nymphe de *Theobaldia annulata* M. Ce qui frappe au premier abord au cours de l'examen d'une préparation de nymphe à la fin de la métamorphose, c'est en effet la grande abondance de grains réfringents dans le tissu adipeux. Ces grains sont rares, il est vrai dans la région thoracique; dans la région abdominale au contraire ils sont particulièrement nombreux et grâce à cela on peut faire une division très nette du corps gras en une zone thoracique contenant beaucoup de graisse et de nombreux granules albuminoïdes et peu de grains d'excrétion et une zone abdominale où les grains réfringents sont plus nombreux, les globules graisseux abondants et les boules albuminoïdes rares (pl. XVII, fig. 34).

Etude des grains réfringents. — Leurs dimensions varient entre 1, 2 et 3 μ chez *Theobaldia annulata* M. Ils sont plus petits chez *Culex pipiens* L. et, avons-nous dit, un peu moins nombreux.

Réactions colorantes. — Après l'action de l'alun de fer ces grains gardent l'hématoxyline même si on pousse assez loin la décoloration des coupes. Le liquide de Lugol pas plus que la teinture d'iode ne modifient leur coloration brunâtre. La réaction de Marcel Prenant pour caractériser la chitine avec le liquide de Lugol et le chlorure de zinc à 33 p. 100 ne les colore pas en violet.

Ces grains sont insolubles dans l'eau, le xylol, l'alcool et le toluène. Ils sont insolubles dans les solutions au 1/10 des acides minéraux dilués : acide azotique, acide chlorhydrique. L'acide acétique au 1/10 ne les dissout

pas. Ces grains sont rapidement solubles dans la solution de lessive de soude à 1/10 et même 1/20 et dans l'hydrate de piperazine, ils sont insolubles dans l'ammoniaque à 1/10 et même à 1/5 et dans l'alun de fer à 5 p. 100.

Quelle est leur nature chimique ? Nous avons essayé sur eux la réaction au bleu de Prusse pour la recherche du fer, cette réaction a été négative aussi bien sans démasquage qu'après l'action de l'alcool acide.

Nous avons cherché à nous rendre compte s'il ne s'agissait pas de pigment mélanique. Dans ce but, nous avons traité des coupes par les vapeurs de chlore dans l'alcool suivant la technique de Grynfeldt. Après trois heures de contact les grains existaient encore et ne paraissaient pas avoir été attaqués.

Nous avons pratiqué la technique d'imprégnation au perchlorure de fer de Derrien et Turchini, ces grains ne donnent pas la réaction de l'encre, ils ne sont donc pas de nature albuminoïde et n'ont donc rien de commun au point de vue de leur constitution chimique avec les boules hyalines précédemment décrites.

Nous nous sommes demandé si ces grains ne contenaient pas des corps puriques et avons essayé sur eux la réaction de Courmont et André au nitrate d'argent ammoniacal. Les grains sont colorés en noir. Il s'agit donc de corps puriques. Il semble qu'après une longue immersion de plusieurs jours dans l'eau distillée tiède les grains fixent moins bien l'argent; ils ne se colorent plus tous en noir franc; certains restent jaunes et vitreux comme si la substance fixant l'argent était partiellement dissoute. Ils sont donc très faiblement solubles dans l'eau chaude.

Par ailleurs, ces grains ne noircissent pas par l'acide osmique, ils ne brunissent pas par ce réactif; ils ne contiennent donc pas de graisse ni de lipoides. Ces grains ne sont donc pas des graisses, nous avons vu qu'ils n'étaient pas de nature albuminoïdes. Ce ne sont pas des substances de réserve. Ce sont donc vraisemblablement des substances de déchet. Les réactions que nous venons de signaler permettent d'éliminer en effet le glycogène, la chitine, le pigment mélanique, les graisses, les albuminoïdes. Une seule réaction est positive, l'imprégnation au nitrate d'argent ammoniacal de Courmont et André. Cette coloration semble indiquer la nature purique de ces grains. Ce fait est confirmé par leurs réactions de solubilité dans la pipérazine et les bases. Les réactions colorantes ne sont pas démonstratives, cependant malgré l'absence d'une réaction caractéristique, en procédant par analogie, on peut noter l'affinité des grains pour les colo-

rants nucléaires, l'hématoxyline en particulier. Cette basophilie peut faire soupçonner que leur nature chimique est proche de celle des substances qui constituent le noyau. On sait en effet que les nucléo-protéïdes de cet organe donnent comme produits de désintégration de l'acide nucléinique qui par dégradation plus avancée donne des corps puriques. Or, la cytologie nous montre que ces grains ont justement une origine nucléaire.

Origine des grains. — Si on étudie la situation des grains, on observe qu'ils sont intracellulaires. L'examen de la cellule aux forts grossissements montre qu'ils sont groupés autour du noyau. Il semble qu'il y en ait aussi de tout petits dans le noyau lui-même et que les grains proviennent de cet organe. Cette origine nucléaire des grains peut être observée chez *Culex pipiens* L. hibernant, mais elle est plus nette encore chez *Theobaldia annulata* M.; nous avons obtenu avec ces Insectes des préparations tout à fait démonstratives dont on trouve le dessin pl. XVII, fig. 28. On voit que les cellules du corps gras ont un nucléole de couleur brune qui parfois contient un grain d'un brun plus foncé. On observe dans de nombreux cas que ce grain émis par le nucléole sort du noyau et passe dans le protoplasme. L'abondance de ces grains montre qu'il se produit au cours du métabolisme intense qui caractérise le nymphose une grande quantité de déchets. Ces substances restent dans les cellules du corps gras sous forme de grains d'excrétion insolubles.

Il ne faudrait pas croire cependant que toutes les réserves formées pendant la vie larvaire disparaissent pendant la métamorphose et sont transformées en déchets. Rappelons à ce sujet que dans l'étude de la puppe près d'éclore, nous avons observé des boules hyalines albuminoïdes très abondantes ainsi que des graisses. Ces réserves ne sont donc pas épuisées. Nous allons les retrouver chez l'adulte.

III. — Étude du tissu adipeux chez l'adulte.

BERLÈSE signale chez *Culex spathipalpis* Rdi que chez l'adulte nouveau-né les gouttes albuminoïdes et les dépôts d'excrétion ont disparu. Par la suite, le corps gras devient petit et ressemble tout à fait à celui des jeunes larves. Nos observations nous ont montré que chez *Culex pipiens* L. venant de naître les choses étaient bien différentes. A la naissance des boules hyalines sont extrêmement nombreuses, exactement comme chez la larve et la puppe. Leurs dimensions restent sensiblement les mêmes et

varient de 3 à 5 μ (pl. XVII, fig. 29). Il en est de même des graisses. Si l'on examine au contraire une femelle ayant pondu sans avoir piqué du sang, l'étude du corps gras montre l'absence complète des boules hyalines et la rareté des graisses. (pl. XVII, fig. 32). Ces deux faits indiquent l'épuisement des réserves après la ponte. Nous reviendrons sur cette question dans le paragraphe consacré à la physiologie du corps gras.

Pour ce qui est des grains réfringents ils sont assez rares chez le nouveau-né. Cependant si on étudie *Culex pipiens* L. à des âges différents, on constate que les grains que nous avons vus chez la larve et la puppe se retrouvent également chez l'adulte. STEPHENS et CHRISTOPHERS (1906) ont constaté que « les cellules du corps gras de l'imago contiennent de petites gouttelettes d'une substance foncée très réfringente qui a l'apparence d'un pigment. Ces gouttelettes, disent-ils, sont plus nombreuses chez les Moustiques âgés que chez les Moustiques fraîchement éclos. Chez les Insectes à l'état adulte, on trouve dans le tissu interstitiel ces grains réfringents de couleur brune ou jaunâtre, d'aspect vitreux et ne paraissant pas avoir de structure. » Ces grains ne sont pas particuliers à *Culex pipiens* L., BERLESE les a décrits, nous l'avons vu, chez *Culex spathipalpis*. Nous les avons rencontrés sur diverses espèces de *Culex*, sur *Theobaldia annulata* M., adulte où ils sont extrêmement abondants. Il en existe de même chez divers Nématocères. Chez *Culex pipiens* L., on en trouve aussi chez les mâles. Chez ces derniers, ils paraissent tout de même moins nombreux que chez les femelles. Ils existent, mais sont assez rares avons-nous dit chez les femelles capturées immédiatement après leur naissance. Il semble, au contraire, qu'ils sont plus abondants chez les femelles ayant piqué du sang. Ils sont enfin particulièrement nombreux chez les hibernantes en particulier à la fin de l'hiver. Il existe donc bien, comme le dit CHRISTOPHERS, une corrélation entre l'âge de l'Insecte et l'abondance des grains.

L'étude de leur localisation montre qu'on trouve chez l'adulte des grains extrêmement abondants dans le tissu adipeux périphérique sous l'hypoderme et particulièrement à la partie postérieure du corps. Ces grains sont par contre plus rares dans le tissu adipeux péri-intestinal et thoracique. Ces faits sont à rapprocher de la disposition que nous avons signalée chez la larve et chez la puppe.

Nous étudierons maintenant deux variétés de cellules que nous avons volontairement laissées de côté jusqu'ici, les Amibocytes et les Cellules péricardiques.

IV. — Les Amibocytes.

Ces cellules mobiles se trouvent chez la larve, la puppe, et l'adulte. Ce sont de grandes cellules de forme arrondie ou ovale d'une dimension de 20 μ . On les trouve spécialement dans le corps gras abdominal aussi bien chez la larve que chez la puppe et l'adulte. Chez la larve, on voit certains de ces amibocytes accolés à l'hypoderme dont ils paraissent se détacher. Les amibocytes ne sont pas très mobiles, ni très actifs, il est assez rare que l'on voie des figures dans lesquelles on constate l'émission de pseudopodes.

Le noyau est rond ou ovale; il est gros (6 à 8 μ) et assez caractéristique.

Il est constitué en effet par des grains de chromatine paraissant peu dense; ces grains sont plus gros au centre qu'à la périphérie. Il existe un nucléole de grande taille. Le cytoplasme coloré à l'hémalun-éosine paraît granuleux. Dans certains cas il contient un certain nombre de vacuoles de taille variable. Les vacuoles sont claires. A notre connaissance cependant elles ne contiennent pas de graisse.

Nous n'avons pu préciser leur rôle que dans

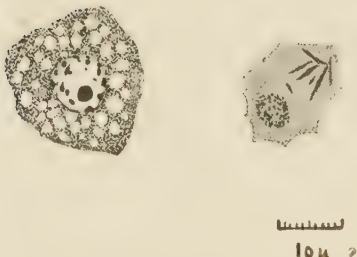


FIG. XIV. Un amibocyte vacuolaire et un autre contenant des cristaux phagocytés au cours de la digestion du sang.

un cas : au cours de la digestion du sang chez l'adulte. Nous les avons vus fréquemment contenir des cristaux et ceci quel que soit le fixateur employé, aussi bien le liquide de Sémichon que le liquide de Duboscq-Brazil. Ces cristaux sont bruns après coloration à l'hémalun, noirs après coloration à l'hématoxyline.

Signalons qu'après démasquage prolongé chez un Insecte ayant piqué du sang, on peut déceler des traces de fer dans le noyau des amibocytes, même si ces derniers ne contiennent pas de cristaux. Ces cellules paraissent donc avoir une fonction phagocytaire et jouer un rôle dans le transport des substances ingérées. On sait que ces cellules jouent un rôle important dans la phagocytose des tissus larvaires au cours de la métamorphose, mais il n'y a pas lieu de l'envisager dans ce travail qui porte plus spécialement sur la nutrition.

V. — Les cellules péricardiques.

Elles ont été décrites chez la larve par MÉTALNIKOFF (1902). Nous les avons étudiées chez l'adulte. Les cellules péricardiques sont de très grandes cellules situées de l'un et l'autre côté du vaisseau dorsal sur toute la longueur, elles sont de beaucoup les plus grosses du Moustique adulte. Leur largeur est de 30 à 50 μ . Elles sont allongées en forme de poire ; le cytoplasme est divisé en deux parties : la partie périphérique de la cellule se colore en effet plus fortement que la partie centrale qui semble presque vide. En réalité elle est formée d'un cytoplasme aréolaire qui contient le noyau et de petits granules colorés. Le noyau renferme une chromatine granuleuse prenant assez faiblement les colorants nucléaires. Les enclaves ont un aspect variable. On peut les grouper en deux catégories. Certaines sont sphériques et très sombres, d'autres sont plus petites et brunes ou jaunâtres. On peut penser que ces enclaves sont temporaires car on ne trouve pas de cellules complètement remplies. D'autre part, ces cellules sont en relation directe avec le sang du vaisseau dorsal. Il est donc possible que leur fonction soit très active. Le rôle physiologique de ces cellules demeure cependant encore bien obscur.

On croit généralement qu'il s'agit d'une fonction excrétrice ; car ces cellules absorbent le tournesol, le carminate d'ammoniaque. Le tournesol rougit dans les cellules, le carminate d'ammoniaque s'y accumule. Aussi dit-on qu'elles constituent un Rein d'accumulation : Rein acide. On oppose ces cellules aux tubes de Malpighi constitués de cellules excrétrices alcalines au tournesol qui éliminent le sulfoindigotate de soude : Rein basique. CH. HOLLANDE (1916 et 1922) a montré que ces cellules absorbent certaines substances, comme d'ailleurs les phagocytes, les cellules digestives et de plus qu'elles modifient la composition chimique des substances absorbées. CH. HOLLANDE tire de son étude sur les cellules cardiaques les conclusions suivantes : « Ces cellules ne sont donc pas un rein d'accumulation, elles ont un pouvoir d'absorption très marqué qu'on prouve par l'absorption de matières colorantes. Ces cellules sont des éléments glandulaires qui transforment et modifient les substances absorbées comme le carminate d'ammoniaque. Ces transformations se font sous l'action de réductases en milieu acide. La preuve en est dans les modifications de l'hémoglobine et du rouge neutre absorbés. Les produits oxydés par les phagocytes sont pris par les cellules péricardiques et rejetés dans le

sang sous forme réduite. Les cellules neutralisent les produits alcalins (ammoniacaux).

Nous avons étudié ces cellules chez *Culex* adulte. Chez le nouveau-né les grains bruns sont moins nombreux que chez l'hibernant. Nous avons pratiqué sur ces cellules la recherche du fer. Nous avons révélé ce métal par le bleu du Turnbull après très long démasquage et avons remarqué que les grains brunâtres se teignaient en bleu verdâtre. Ces cellules ayant un grand pouvoir d'absorption, nous avons pensé qu'elles se chargent du fer contenu dans le liquide hématique après le repas sanguin et l'emma-gasinent comme réserve (voir pl. XVI, fig. 23). C'est en nous basant sur cette constatation que nous avons décrit les cellules péricardiques avec le corps gras; nous avons pensé en effet qu'elles pouvaient avoir un rôle dans la constitution des réserves. Les réserves de fer chez l'adulte ne sont d'ailleurs pas exclusivement localisées dans les cellules péricardiques. On en trouve aussi dans les cellules du corps adipeux. Les réactions destinées à mettre en évidence ce métal dans cet organe sont négatives, sans démasquage préalable; mais nous avons signalé au chapitre IV qu'après l'action de l'alcool acide chez l'Insecte ayant été nourri de sang on trouve le fer en plusieurs points: d'abord dans les nucléoles des noyaux des cellules grasses et dans le cytoplasme de certaines de ces cellules localisées spécialement à proximité de l'hypoderme. Le trophocyte comme la cellule péricardique accumule donc le fer (pl. XVI, fig. 21).

VI. — Physiologie du corps gras

L'étude que nous venons de faire du tissu adipeux et en particulier de la cellule appelée trophocyte nous a montré d'une part chez la larve l'augmentation progressive des enclaves de réserves (graisse et albumine). Elles montrent d'autre part la présence de produits de déchets (corps puriques) sous forme de grains réfringents. Ces diverses substances se retrouvent chez la puppe et l'adulte. Ce sont ces deux faits qui nous ont paru les caractères les plus saillants de l'histophysiologie du corps gras et c'est sur eux que nous désirons insister.

Laissant de côté les autres rôles du tissu adipeux, en particulier ses fonctions dans la métamorphose qui ont été exposées par de nombreux auteurs, nous étudierons seulement la physiologie de cet organe à deux points de vue: la fonction de rein d'accumulation et la localisation des réserves.

1^o LE REIN D'ACCUMULATION. — Nous avons vu que peu de temps après le début de la vie, on observe chez la larve l'apparition de grains réfringents. Au cours de la métamorphose, ces grains deviennent assez abondants dans le tissu adipeux. Leur nombre croît à mesure que l'histolyse s'avance. Chez l'adulte jeune il y a peu de grains, mais chez l'Insecte âgé et particulièrement chez les femelles hibernantes le nombre des grains devient très considérable. La courte étude histochimique que nous avons faite de ces grains montre que ce sont des excréta de nature purique. Cette accumulation de produits de déchets dans le corps même de *Culex* n'est pas un fait exceptionnel chez les Insectes. Des constatations semblables ont été faites chez un grand nombre d'Invertébrés. FABRE (1863) a observé la présence d'acide urique dans le tissu adipeux de la larve des Sphegiens. Pour cet auteur, « le corps gras est le seul organe chargé de la sécrétion de l'acide urique chez les Insectes; c'est le véritable rein ». On trouve bien cette substance dans l'intestin moyen et les tubes de Malpighi, mais le rôle de l'intestin moyen dans l'excrétion purique ne serait qu'occasionnel et les tubes de Malpighi eux-mêmes n'auraient qu'un rôle de transport de l'acide urique, mais non de formation. Chez les Sphegiens, le corps adipeux joue donc le rôle d'un rein d'accumulation emmagasinant dans ses cellules l'acide urique du sang. Chez les Lépidoptères, les Chenilles sont colorées par un pigment urique sous-dermique (généralement des urates). SIRODOT (1858) avait déjà mis en évidence cette localisation des déchets, dans le tissu cellulaire sous-dermique, et montré par ailleurs que l'acide urique n'existe pas dans le tissu cellulaire périviscéral. Les travaux de BERLESE (1899), de PÉREZ (1902 et 1910) et de HUFNAGEL (1918) ont montré également l'accumulation des excréta dans les cellules du tissu interstitiel de divers Insectes en particulier au moment de la métamorphose. BRUNTZ (1904) étudiant les Orthoptères, a signalé l'accumulation de déchets dans le tissu adipeux hypodermique et leur évacuation au moment des mues. Le travail de MILLOT (1926) sur les Arachnides montre aussi l'existence de dépôts d'excrétion dans l'hypoderme et leur élimination par le même procédé. N'en serait-il pas de même au moment des exuviations de la larve et surtout au moment où l'imago se débarrasse de la dépouille pupale.

Nous avons fait des recherches chimiques sur les dépouilles des larves et celles des pupes. Nous avons recueilli plusieurs dépouilles de larves. Nous les avons desséchées très doucement sur une lame et entre lame et lamelle, nous avons instillé une goutte d'acide acétique dilué. L'examen

microscopique ne nous a pas montré le moindre cristal d'acide urique. Il est également impossible d'obtenir avec des dépouilles de pupes, la réaction de Murexide. Les recherches histologiques sur les dépouilles des larves et des pupes montrent d'ailleurs qu'il n'y existe pas de granulations réfringentes, il n'y a donc pas de preuve de l'évacuation de ces produits de déchets au moment des mues, mais le fait que le *Culex* naissant contient peu de grains, alors que la pupe en possède d'assez abondants dans son tissu adipeux périphérique, fait penser qu'entre le stade pupal et le stade adulte il se produit vraisemblablement une épuration dont nous n'avons d'ailleurs pas pu déceler les détails. A part cette circonstance, le corps gras se comporte donc comme un organe formateur de déchets; mais il n'y a pas d'excrétion ou d'élimination. Devant ces faits en apparence anormaux on peut se demander si ces grains n'ont pas un rôle inconnu. Quelle peut être l'utilisation des grains? Par exemple la substance qui les constitue joue-t-elle un rôle dans la constitution de la chitine?

Il n'est pas douteux qu'à l'éclosion de l'adulte, la chitine est très mince et sa cuticule est très molle, la dureté de la chitine augmente avec l'âge du Moustique et en même temps aussi les grains réfringents qui, peu nombreux à la naissance, deviennent avec l'âge plus nombreux et plus gros. Nous avons vu précédemment que ces grains ne présentent pas la réaction de la chitine? Joueraient-ils un rôle dans la coloration des Moustiques, comme les déchets uriques chez les Lépidoptères? Nous avons étudié des *Theobaldia* naissantes et adultes. Ces Insectes d'une part, présentent dans leur tissu gras périphérique des grains réfringents en quantité très considérable, et d'autre part, sont marqués d'anneaux alternativement clairs et sombres. Il ne nous est pas apparu qu'il existe un parallélisme bien net entre les zones sombres de la cuticule et la disposition des grains réfringents dans le corps gras périphérique, et là encore il semble impossible de trouver l'utilisation de ces grains.

Les tubes de Malpighi peuvent-ils servir à évacuer ces grains réfringents? Il est de notion courante que les tubes de Malpighi contribuent à débarrasser le corps de ses produits de déchet. Ceci est incontestable et leur rôle à ce point de vue est bien établi. De nombreux auteurs ont montré que ces tubes contenaient des dépôts uriques; DAVY (1846) a trouvé de l'acide urique dans les excreta des Moustiques et nous-même avons vérifié ses constatations chez *Culex pipiens* L. Il existe de plus des rapports intimes entre le tissu adipeux abdominal et les tubes de Malpighi; cependant il ne semble pas que ces derniers puissent servir à évacuer les

déchets du corps gras. En effet, malgré la contiguïté des deux organes la quantité de grains réfringents augmente avec l'âge de l'animal précisément dans la région abdominale. Les tubes de Malpighi n'ont au contraire aucun rapport direct avec le tissu adipeux céphalique et thoracique qui contient moins de grains que le tissu adipeux de la partie postérieure du corps. Les tubes de Malpighi servent bien à épurer les liquides sanguins circulant dans l'hémocoel, mais ils sont capables d'absorber et d'excréter ces grains réfringents du tissu adipeux.

Le corps gras et particulièrement le tissu adipeux hypodermique, sert donc de rein d'accumulation et en somme le trophocyte est comparable aux cellules à urates. Mais tandis que chez la Blatte l'accumulation de déchets constitue chez l'Insecte âgé une véritable cuirasse, tandis que chez *Theobaldia annulata* M., on trouve des zones de tissu absolument bourrées de grains sombres, chez *Culex pipiens* L., le dépôt est généralement beaucoup plus discret. Il reste cependant à l'intérieur de certaines cellules du corps de l'Insecte des produits de déchets de plus en plus abondants à mesure qu'il vieillit. Il est vraisemblable d'ailleurs que ces produits de déchets ne sont pas nuisibles parce qu'ils sont à peu près insolubles.

Les exemples d'accumulation de déchets dans les organismes sont fréquents dans le règne animal et les reins d'accumulation extrêmement nombreux chez les Invertébrés. Ces faits ont été étudiés par de très nombreux auteurs parmi lesquels CUENOT, (1895) TURCHINI (1923). La pathologie humaine nous montre aussi dans la diathèse urique un exemple remarquable d'accumulation des excréta. Dans ce cas, la production d'acide urique est fort importante et cette substance, ne pouvant pas être éliminée par le rein, s'accumule sous la peau formant des « tophi goutteux » : dépôts uriques qui sont ainsi soustraits au métabolisme général de l'organisme.

II. — RÔLE DANS L'ACCUMULATION ET LA TRANSMISSION DES RÉSERVES.

CONDITIONS DE L'OVULATION. — Les cellules du corps gras contiennent des substances de réserve sous forme de graisses et d'albumine. Ces réserves peuvent d'abord permettre à l'Insecte de supporter les longues périodes de jeûne qui durent plusieurs mois pendant l'hibernation. Mais le fait que nous désirons mettre en évidence est le rôle de ces réserves dans la maturation des œufs. Il est nécessaire, avant d'entrer dans cette étude, d'expliquer le mécanisme de l'ovulation en cas de nourriture sanguine. Nous verrons ensuite comment les réserves du corps gras peuvent suppléer à la privation de cette nourriture.

Nos recherches histochimiques sur le vitellus de l'œuf de *Culex pipiens* L. nous ont montré qu'il contenait quelques traces de graisse, mais surtout une grande quantité d'albumine. Cette substance contient elle-même du fer en proportion très importante, que nous avons mis en évidence par le procédé de Mac Callum après un long démasquage. Elle présente donc quelque analogie avec la vitelline de l'œuf d'Oiseau et elle contient une substance analogue à l'hématogène de Bunge composé, comme on le sait, d'un complexe de fer et d'une protéine, l'hématovine. A la lumière de ces faits, on explique facilement que la maturation des œufs s'effectue avec une grande rapidité en été lorsque l'Insecte a pris une nourriture sanguine. Nous avons montré en effet au chapitre IV que l'hémoglobine désintégrée par la cellule intestinale fournit les graisses, les peptones et le fer nécessaire à l'ovulation. C'est aussi dans ces conditions que les œufs sont les plus abondants et que les pontes peuvent être répétées.

L'étude que nous venons de faire du corps gras permet d'expliquer certains faits, en apparence étranges, que nous avons exposés dans le premier chapitre de ce travail. Nous voulons parler de diverses observations dans lesquelles la maturation des œufs se produit dans des conditions en apparence anormale, c'est-à-dire sans nourriture sanguine chez l'adulte : d'abord au cours des pontes hivernales, fait établi par ROUBAUD (1929) et par nous-même, et jusqu'ici inexpliqué, ensuite dans diverses modalités de reproduction sans nourriture sanguine que nous avons nous-même observées et vérifiées expérimentalement : 1° chez des femelles provenant de larves nourries de jaune d'œuf ou de caillot de sang et soumises à l'état adulte à un jeûne rigoureux ; 2° chez des femelles nourries de pommes à l'état larvaire et soumises au jeûne à l'état adulte ; 3° chez des *Culex* nourris de pommes à l'état larvaire et adulte. Il y a lieu en outre d'envisager : 4° les cas de reproductions expérimentales signalés par SEN (1917). Cet auteur a montré que les Stégomies pouvaient se reproduire avec une nourriture composée par exemple de sucre ou de divers autres aliments tels que l'urée. Il n'a d'ailleurs pas trouvé l'explication exacte des faits qu'il a exposés. A la lumière de l'étude histochemique du corps gras l'hypothèse que nous avons émise se vérifie. C'est le tissu adipeux qui contient les réserves nécessaires à la maturation des œufs. Ces réserves sont formées au stade larvaire. Le corps gras reste le même aux trois stades (larve, pupe, imago). Les réserves acquises par la larve ne sont employées qu'en très petite quantité pendant la nymphose ; elles sont transmises par la pupe à l'adulte et sont utilisées sitôt après

la naissance pour obtenir la maturation des œufs. Voyons ce qui se passe dans les divers cas.

D'abord au cours de l'hibernation, on constate dès que la température s'élève entre 10 et 15° C que les ovaires des hibernantes reprennent leur activité, l'Insecte passe par le mode de vie que nous avons appelé « vie ralentie » et sans qu'il ait besoin d'absorber de nourriture sanguine, la maturation des œufs s'effectue et l'on observe la ponte de petits radeaux d'œufs. Ce sont les réserves du corps gras constituées à la période larvaire qui fournissent les matériaux nutritifs nécessaires à cette ovulation. Nous avons en effet établi expérimentalement que ces pontes pouvaient parfois se produire même si l'Insecte ne prenait à l'état adulte aucune espèce de nourriture.

Dans certaines conditions d'expérimentation nous avons montré, en effet, que des *Culex* ♀ provenant de larves abondamment nourries de jaune d'œuf ou de caillot sanguin, rigoureusement privées de nourriture à l'état adulte, pondent régulièrement des radeaux d'œufs aussi gros que ceux qui proviennent de femelles ayant piqué du sang. L'étude que nous venons de faire du corps gras permet encore d'expliquer ces faits nouveaux par l'accumulation des réserves à l'état larvaire et leur persistance à l'état adulte où elles sont utilisées. Dans ce cas particulier, les réserves sont de même nature que celles que fournirait la piqure sanguine à l'état imaginal, ce qui explique et la régularité des pontes et le grand nombre des œufs pondus.

Nous avons constaté également que dans le cas où le Moustique n'a pris qu'une nourriture végétale (pommes) pendant la période larvaire, certaines femelles, rares il est vrai, peuvent pondre un petit radeau de 20 à 30 œufs. L'explication est la même : les larves ont dans les végétaux de quoi constituer des réserves moins importantes il est vrai, mais parfois suffisantes pour que l'adulte puisse amener ses œufs à maturation. Il leur est facile de trouver dans les hydrates de carbone du fruit de quoi constituer leur réserve de graisses. Pour les albuminoïdes ils existent également dans les pommes. Nous savons en effet que le cytoplasme de toutes les cellules végétales contient des protéines. D'autre part, le fer existe dans les plantes, il fait partie des métaux décelables dans les cendres végétales. Il existe dans les fruits et en particulier dans les pommes. Voici en effet d'après MOLLIARD cité par LECLERC DU SABLON, BONNIER et CERIGHELLI (1919), la composition des cendres de pommes :

P ² O ⁵	SO ³	SiO ²	K ² O	Na ² O	CaO	MgO	Fe ² O ³
13,6	6,1	43	35,7	26,1	4,1	8,7	1,4

Ainsi s'expliquent la possibilité de la maturation des œufs et des pontes chez les Insectes nourris uniquement de végétaux au stade larvaire et soumis au jeûne à l'état adulte. Si les adultes ont eu de plus l'occasion de prendre de la nourriture végétale, il est facile de comprendre que les pontes deviennent régulières bien que minimales au point de vue du nombre des œufs pondus.

Reste maintenant à expliquer une série de faits expérimentaux constatés par SEN. Cet auteur a montré que les Stégomies peuvent se reproduire sans nourriture sanguine, mais en prénant à l'état adulte une nourriture composée de substances diverses. Dans certains cas, les substances ingérées étaient du sucre ou de l'urée et ne contenaient pas de fer. Il semble donc que l'Insecte a amené ses œufs à maturation sans avoir absorbé la moindre trace de métal. Comment expliquer ces faits qui semblent contredire nos conclusions sur le rôle du fer dans la maturation des œufs. L'auteur, dans son exposé, ne parle pas de la nourriture qu'ont absorbé les Insectes au stade larvaire, négligeant là une condition importante de l'expérience. Or, il est fort possible que cette nourriture ait contenu du fer. Nous avons vu en effet que ce métal peut se trouver dans une nourriture exclusivement végétale. Il est possible aussi que la femelle, fille d'un Insecte ayant piqué du sang, apporte en naissant une réserve héréditaire de fer provenant de l'organisme maternel et qui lui est transmise au moyen du vitellus de l'œuf. Cette dernière substance, nous l'avons vu, contient une grande quantité de fer. Quoiqu'il en soit, on peut affirmer que cette réserve est minime, elle ne peut en effet servir à assurer qu'une maturation d'œufs; ensuite, elle est épuisée et l'Insecte ne se reproduit plus.

Dans tous les cas où la reproduction se fait sans nourriture sanguine, on ne constate, en effet, qu'une seule ponte suivie de près par la mort de l'Insecte. SEN a observé que les Stégomies nourries artificiellement de diverses substances ne fournissent qu'un seul radeau d'œufs. Nos observations chez *Culex pipiens* L. sont concordantes. L'Insecte meurt très rapidement après la ponte s'il n'a pas l'occasion de se nourrir de sang. Nos examens histologiques du corps gras après les pontes obtenues expérimentalement sans nourriture à l'état adulte montrent que le Moustique a épuisé toutes les réserves de son tissu adipeux (pl. XVII, fig. 32).

L'étude histophysiologique du corps gras aux trois stades de la vie de l'Insecte était donc indispensable pour connaître tous les éléments du problème de la reproduction et pour expliquer les faits observés.

CONCLUSIONS

Chez *Culex pipiens* L. le corps gras reste le même chez la larve, la puppe et l'adulte. La constitution de ce tissu est très simple. Il comprend des cellules fixes : trophocytes et des cellules mobiles : amibocytes. Nous avons étudié ces éléments successivement chez la larve, la puppe et l'imago. La cellule grasse ou trophocyte est une petite cellule située à la face interne de l'hypoderme. Elle accumule des réserves pendant la vie larvaire. Ces réserves apparaissent comme des enclaves cellulaires. Les graisses sont les premières substances mises en réserve. On les observe déjà chez la larve âgée de deux jours. Par la suite viennent s'ajouter des enclaves albuminoïdes : boules hyalines, acidophiles. Ces deux variétés d'enclaves paraissent être d'origine mitochondriale. On observe aussi dans le trophocyte des produits d'excrétion : grains réfringents insolubles qui sont sécrétés par le noyau. Au cours de la métamorphose, les réserves sont modifiées mais persistent, et l'adulte naît apportant dans son tissu adipeux d'importants matériaux nutritifs ainsi d'ailleurs que des produits de déchets.

Au cours de cette étude, nous avons décrit également les amibocytes, cellules mobiles à protoplasma vacuolaire dont nous avons montré le rôle phagocytaire. Nous avons exposé ensuite nos observations sur les cellules péricardiques qui contiennent dans leurs inclusions des réserves de fer comme d'ailleurs les trophocytes. Passant à l'étude de la physiologie du corps gras, nous avons étudié son rôle comme rein d'accumulation. La présence de produits de déchets dans certaines cellules est un fait général chez les Invertébrés et n'est pas particulier à *Culex pipiens* L. Nous avons mis en évidence les fonctions du corps gras aux trois stades de la vie de l'Insecte au point de vue de l'accumulation des réserves chez la larve, leur transmission par la puppe et de leur utilisation chez l'adulte. Ces réserves permettent la résistance au jeûne prolongé de l'hiver. Elles donnent aux femelles la possibilité d'amener leurs œufs à maturation et de se reproduire en l'absence de nourriture sanguine et même sans aucune espèce de nourriture. Ainsi s'expliquent les différentes modalités de reproduction que nous avons exposées au chapitre premier.

Nous allons maintenant étudier quelques cas de parasitisme chez *Culex pipiens* L. Ce sujet bien que fort différent en apparence et traité dans un chapitre à part, se rapporte encore au tissu adipeux. Nous y verrons en effet des exemples de la faiblesse des réactions de défense de ce tissu et en particulier de la phagocytose.

CHAPITRE VI

ÉTUDE DE QUELQUES PARASITES DE *CULEX PIFIENS* L. ADULTE

Les parasites se développent très fréquemment chez les Culicidés comme chez tous les Insectes dont les larves sont aquatiques. Au cours de nos recherches sur *Culex pipiens* L., nous avons observé plusieurs faits d'infestation parasitaire. Dans un premier cas, il s'agissait d'un parasitisme externe : sur le corps de *Culex* adulte, vivaient de nombreux petits Acariens. Dans un deuxième cas, il s'agissait de parasitisme intestinal : de très nombreux Flagellés étaient localisés dans l'intestin postérieur de l'Insecte adulte, dans un troisième cas l'adulte était infesté par un Infusoire cilié localisé dans l'hémocoel; enfin dans le dernier cas observé, il s'agissait du développement dans le jabot d'une tumeur mycélienne. Ce sont ces faits que nous allons exposer dans ce qui suit.

Pour ce qui est des Acariens, nous les avons trouvés sur les corps de *Culex*, dans un vieil élevage abandonné à lui-même pendant les mois d'août et de septembre. Ils ressemblaient à des Tyroglyphes, mais étaient extrêmement petits. Ce fait n'est pas nouveau, de semblables parasites ont été décrits par GRASSI (1900) et étudiés par BLANCHARD (1905).

Aussi n'insisterons-nous pas sur ce sujet.

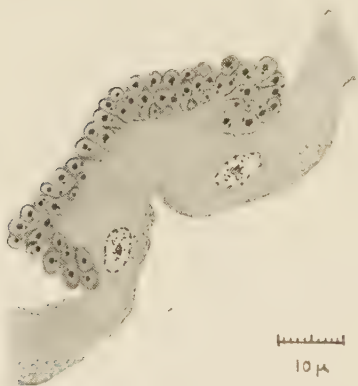


FIG. XV. Disposition des parasites flagellés dans l'intestin postérieur de *Culex pipiens* L. adulte.

Flagellés

Notre deuxième constatation porte sur les organismes développés dans l'intestin postérieur d'un *Culex pipiens* L., femelle hivernante. Cet Insecte ayant été débité, après inclusion à la paraffine, en coupes histologiques qui furent colorées par l'hémalun-éosine, nous avons été étonné au premier abord de l'épaississement et de l'affinité pour les colorants nucléaires de son intestin postérieur. Examinant les coupes à l'im-

mersion, nous nous sommes rendu compte que cet aspect anormal provenait du fait que l'épithélium de l'iléon-colon et du rectum était tapissé par une sorte de revêtement d'organismes unicellulaires accolés à la

paroi par une de leurs extrémités et situées parallèlement les unes par rapport aux autres, affectant la disposition d'un véritable épithélium. Ces organismes laissent libre au centre de l'intestin une lumière permettant le passage des déchets alimentaires.

Les dimensions de ces organismes qui sont de 4 à 5 μ , leur forme ovulaire, la présence à côté du noyau d'un grain fortement chromatique, l'appareil parabasal, la disposition des cellules parallèlement les unes aux autres, tous ces caractères montrent qu'il s'agit ici d'un Flagellé parasite analogue à celui qui a été décrit sous le nom de *Crithidia campanulata* par L. LÉGER et O. DUBOSCQ (1909) chez une larve de Chironome, ou à *Crithidia fasciculata* décrit par L. LÉGER (1902) comme parasite de l'*Anopheles maculipennis*. Nous croyons qu'un développement aussi abondant de Flagellés est assez rare. En effet, sur plusieurs centaines d'Insectes, nous ne l'avons observé qu'une fois.

Turchiniella culicis Gr. et Boiss.

Nous avons constaté dans l'hémocoèle d'un *Culex* femelle, capturé à Villenouvelle (Haute-Garonne), la présence d'un Infusoire cilié que nous avons décrit avec PIERRE GRASSÉ (1929). Nous avons dédié ce parasite, qui nous a paru être nouveau, au professeur J. TURCHINI et l'avons nommé *Turchiniella culicis*.

Ce Cilié ne mesure guère plus de 30 à 35 μ de long sur 11 à 13 μ de large. Il affecte la forme d'un ovoïde à gros bout ordinairement postérieur. Les extrémités de quelques individus sont passablement aiguës et l'animalcule fuselé ressemble à un cigare. Les sections transversales et perpendiculaires au grand axe, bien circulaires, ne témoignent d'aucun aplatissement ni dorsal, ni ventral, ni latéral. Dans la plupart des exemplaires examinés, le bord dorsal décrit une courbe plus accentuée que celle du bord ventral, quelquefois presque rectiligne.

Le long du corps, courent de 22 à 24 lignes de cils, à disposition générale méridienne. Elles décrivent une spire bien apparente et dextrogyre et (fig. 1) font saillie au point de former de véritables crêtes à la surface du corps (fig. 4). Les cils atteignent de 3 à 4 μ de long et s'insèrent sur des grains basaux relativement volumineux et faciles à colorer.

Sur la face ventrale de la première moitié du corps, on découvre une profonde dépression que nous interprétons comme une bouche ou

mieux comme un pseudostome. Son aspect varie avec l'état de contraction de l'animal. Dans les exemplaires contractés (fig. 2), elle se présente comme un cul-de-sac qui s'ouvre, tout près du sommet,

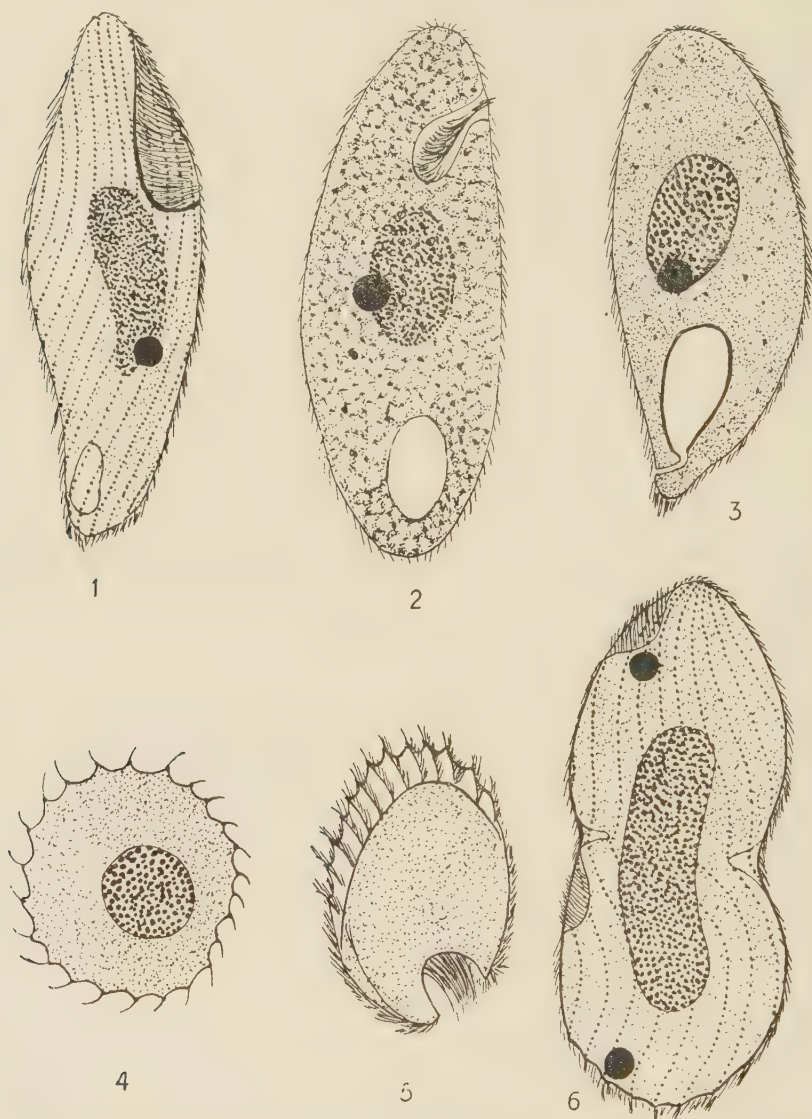


FIG. XVI. *Turchiniella culicis* n. g. n. sp. d'après la note à la Soc. Zool. de France du 12 mars 1929, dessiné par P. Grassé, grossi 2000 fois.

par un étroit pertuis. Dans les individus détendus, c'est une fossette béante qui part de l'apex pour se terminer au niveau des deux

cinquièmes antérieurs (fig. 1). Les cils vibratiles qu'elle contient sont fins et plus longs que ceux du revêtement général. Ils se colorent vivement par l'éosine. Sur les coupes, il est malaisé de préciser leur insertion. Nous pensons qu'ils se fixent sur une étroite zone, qui va obliquement de la gauche vers la droite, occupant la majeure partie du fond du cul-de-sac (voir les figures 2 et 5). Des coupes obliques du pseudostome nous ont montré deux lignes parallèles qui ont l'orientation de la bande ciliée et sont peut-être formées par les grains basaux des cils internes. La cuticule s'épaissit notablement au niveau de la fossette et s'y colore plus vivement qu'ailleurs (fig. 1). Le pseudostome ne se continue dans le plasma par aucun tube et ne paraît pas être fonctionnel.

La cuticule de *Turchiniella* est très mince. Le plasma, d'aspect plus ou moins alvéolaire, contient quelques granules colorés par l'hémalum et répartis au hasard : lui-même prend une teinte bleuâtre, indice d'une certaine basophilie. On ne parvient pas à le séparer en ecto et endoplasme.

Le macronucléus, sorte d'ovoïde trapu, est rempli d'une chromatine granuleuse. Il mesure de 9 à 13 μ de long sur 4, 5 à 6 μ de large (les plus longs étant les moins larges). Le micronucléus se tient auprès du macronucléus, sur sa droite et vers son extrémité postérieure. Il est libre dans le plasma et a de 2, 2,5 à 3 μ de diamètre. Sur quelques individus, il se loge dans une dépression du macronucléus.

Il n'y a pas de vacuoles alimentaires, mais à l'extrémité du corps se trouve une vésicule excrétrice à paroi épaisse, communiquant avec l'extérieur par un fin canalicule (fig. 3).

Nous avons observé à peu près toutes les étapes de la division, qui n'offre rien de particulier. Très tôt, l'Infusoire est ceinturé par une constriction annulaire, oblique, plus basse dorsalement que ventralement. Les micronucléi-fils se portent aux extrémités de l'animal, sous la cuticule même. Le macronucléus se gonfle atteignant 15 à 16 μ de long sur 6 ou 7 de large et se coupe par étirement. Un nouveau pseudostome se forme sur l'individu postérieur (fig. 6).

Les Infusoires en division étaient rassemblés entre les ovaires et l'intestin, dans un espace restreint. En somme *Turchiniella culicis* avait envahi toutes les cavités que laissent entre eux les viscères de son hôte.

Comment se propage *Turchiniella culicis* ?

On ne voit pas quel peut être le mode de transmission. Il est vraisemblable que les Infusoires du Moustique adulte meurent avec leur hôte.

La dissémination de l'espèce est peut-être assurée par les *Turchiniella* vivant dans les larves. Pour le parasite, l'adulte, semble être une impasse d'où il ne saurait sortir. Nous avons cependant observé dans nos élevages que fréquemment les adultes viennent mourir à la surface de l'eau, il est donc possible que dans un cas analogue les Infusoires retrouvent leur liberté et rencontrent en milieu aquatique d'autres larves à parasiter. La transmission héréditaire paraît tout à fait improbable; dans les œufs, nous n'avons vu aucune trace d'Infusoire.

Quelle position systématique peut-on assigner à *Turchiniella*? Les infusoires de l'hémocoèle des Insectes sont peu nombreux, à notre connaissance, on en a décrit cinq espèces :

1° *Lambornella stegomyiae* KEILIN (1921), parasite des larves de *Stegomyia scutellaris*.

2° *Orphryoglena Collini* LICHTENSTEIN (1921), parasite des larves d'un *Baetis* indéterminé.

3° *Balantidium Knovlesii* GHOSH (1925), parasite de *Culicoides peregrinus*.

4° Le *Cilié* vu par MAC ARTHUR (1923) dans la larve de *Théobaldia annulata*, qui est d'un genre voisin de *Cyclidium* et de *Pleuronema*.

5° *Glaucoma piriformis* signalé par TREILLARD et LWOFF (1924) dans la cavité générale de la larve de *Chironome*.

Aucun de ces organismes ne présentent de ressemblances bien nette avec *Turchiniella culicis*. Tout ce qu'on peut dire c'est que cet infusoire fait partie de la famille des *Chéeliférides*.

Tumeur mycélienne

Dans le quatrième cas de parasitisme constaté, l'Insecte avait pour hôte un Champignon : le fait est fréquent chez les larves, mais chez les adultes nous croyons qu'il est plus rare. Aussi allons-nous rapporter notre observation.

L'Insecte parasité était un *Culex pipiens* L. femelle hivernant capturé dans une serre de l'Ecole d'Agriculture de Montpellier. Il présentait à la face ventrale de l'abdomen, au niveau de l'union des troisième et quatrième anneaux, une protubérance en forme de disque plat noirâtre d'environ 2 millimètres de diamètre. C'était la première fois que nous observions une lésion de ce genre chez un Moustique et nous n'en n'avons pas au premier abord soupçonné la nature. Pour l'étudier nous avons fixé l'In-

secte par le mélange de Sémichon. Nous avons ensuite pratiqué une inclusion à la paraffine, fait des coupes transversales de $5\ \mu$ d'épaisseur et coloré ces coupes à l'hémalun, éosine.

Ce *Culex* nous a paru être en tout points normal, sauf cette tumeur que nous allons décrire après avoir établi ses rapports anatomiques.

Les premières coupes de la région abdominale ont montré la section de l'intestin moyen et du jabot d'abord normaux dans leur aspect his-



FIG. XVII. Tumeur mycélienne chez *Culex pipiens* L. adulte. Coupe transversale de l'abdomen, intéressant la partie large de l'intestin moyen; I, et la partie centrale de la tumeur. Le mycélium M est entouré de tissu fibreux T. F.; à gauche on remarque la paroi du jabot (J) épaissie.

tologique et leurs rapports. Puis ces deux organes nous ont paru avoir subi d'importantes modifications. On constate en effet que la paroi dorsale du jabot ne tarde pas à s'accoler à la paroi ventrale de l'intestin jusqu'à se confondre avec elle sur un certain nombre de coupes. Quelques coupes plus loin on est en pleine tumeur. La néoformation est située entre l'intestin moyen et la paroi abdominale. Après 45 coupes la tumeur cesse d'apparaître sur les préparations et on ne voit plus que la section de l'intestin moyen normal avec les tubes de Malpighi. Le jabot n'existe plus à ce niveau. Nous pouvons donc conclure que cette

tumeur se trouvait localisée dans le cul-de-sac postérieur du jabot ventral.

La description de la tumeur est assez délicate. Elle est irrégulièrement globuleuse. En reconstituant dans l'espace les coupes en série, on peut constater qu'elle se présente sous la forme que les anatomopathologistes appellent « en bouton de chemise ». Nous voulons dire par là que la tumeur qui s'est développée assez largement dans le jabot ayant traversé la paroi de cet organe et la paroi ventrale du corps, est resserrée à ce passage, puis s'étant fait jour à l'extérieur, et plus rien ne la limitant, s'est étalée largement.

Quelle est la structure histologique de cette néoformation ? Une chose frappe au premier abord : c'est le fait qu'elle est encapsulée par l'épithélium de l'intestin moyen sur sa face dorsale, par les parois du jabot latéralement et que le seul côté paraissant libre est la région ventrale située nettement à l'extérieur du corps. Les membranes qui entourent la néoformation sont fortement modifiées. L'épithélium intestinal est par endroits fort aminci. Par contre, la paroi du jabot, d'une extrême ténuité à l'état normal, est ici fort épaisse et ses cellules ont pris un volume considérable ; il en est de même de l'hypoderme de la face ventrale qui entoure partiellement la tumeur. A l'intérieur de ces membranes, nous voyons un feutrage d'aspect fibreux dense ne contenant pas de noyaux, prenant faiblement les couleurs acides. Autre fait à signaler : l'absence de phagocytes dans la partie centrale de la tumeur aussi bien qu'à la périphérie. Il s'agit là d'une formation kystique. Au centre de cette masse de tissu fibreux existe une sorte de lacis de filaments de couleur jaunâtre, sans affinité tinctoriale, à bords nettement tranchés, cloisonnés transversalement et qui constituent le mycélium. Tandis que dans la partie qui avoisine l'intestin ce mycélium ne forme que quelques rares ramifications coupées dans plusieurs sens, dans le centre de la tumeur, au contraire, ce mycélium constitue un lacis épais et dense, dans la zone ventrale enfin, à l'air libre, il s'étale et prend une disposition discoïde de teinte noirâtre.

Signalons de plus qu'autour de la masse centrale du mycélium on observe une sorte de semis de grains extrêmement fins légèrement basophiles sans structure, paraissant constituer autour du champignon une sorte de gangue. N'ayant pu faire sur cette préparation des colorations électives nous ne pouvons dire s'il s'agit de petit cocci, de spores, ou d'un mucilage entourant le Champignon. N'ayant pas fait non plus d'en-

semencement sur gélose Sabouraud, il nous paraît impossible de déterminer l'espèce du parasite. D'après l'examen des coupes, il s'agit d'un champignon à mycélium cloisonné, de teinte jaunâtre, qui d'après M. LANGERON (1929), ferait partie du groupe des Dématies.

Quoiqu'il en soit de la nature du Champignon, il est intéressant de se demander comment il est venu se localiser dans le jabot. Deux hypothèses peuvent être faites. La première est très simple : ce *Culex* hivernant dans une serre chauffée s'est nourri de suc des plantes et il a absorbé en même temps quelques spores ou quelques éléments mycéliens. Les liquides ingérés par l'Insecte, nous l'avons vu, vont d'abord dans le jabot, aussi cet organe contient souvent des microorganismes. Dans le cas particulier, les spores du champignon ont trouvé dans le jabot de l'air, des substances alimentaires et le mycélium s'est développé. Par la suite, cet organisme s'est adapté à la nouvelle situation. Enkysté dans le jabot il a cherché d'une part des substances alimentaires du côté de l'intestin moyen et d'autre part il s'est ouvert une voie sur l'extérieur à la face ventrale. La deuxième hypothèse serait l'existence d'une infection par le mycélium ayant débuté au stade larvaire, le parasite se transmettant à l'adulte par l'intermédiaire de la puppe au cours de la métamorphose. Le fait est vraisemblable car nous avons observé à plusieurs reprises dans nos élevages une forte mortalité causée chez les larves par le développement d'un mycélium dans la région anale. L'infection des larves des Culicidés par les Champignons a été déjà plusieurs fois signalée. BRAUN (1855) a décrit *Empusa culicis* et KEILIN (1921 b) *Caelomyces stegomyiae*. GALLY VALERIO et Y. R. de JONGH (1906) ont infecté des larves d'Anophèles avec des spores d'*Aspergillus glaucus* et d'*Aspergillus niger* déterminant ainsi une forte mortalité dans des conditions expérimentales. Ces faits sont en corrélation avec les constatations de V. CHORINE et N. BARANOFF (1929) sur la présence de Saprolegniés chez certaines larves d'Anophèles et la fréquence des contaminations interlarvaires par mycose chez *Culex hortensis* observées par M. LANGERON (1929). Le fait de l'infestation des larves par les champignons est donc banal. Il est difficile au contraire de prouver que la maladie peut être héréditaire au sens propre du mot. La transmission d'organismes parasites de la larve à l'imago au cours de la métamorphose a été observé par CH. PEREZ (1902) qui a constaté l'infestation héréditaire par des *Flagellés* chez la Fourmi rousse. De même ROUBAUD (1919) a montré l'existence des cellules à levures chez la larve de *Glossina palpalis*. Ces levures passent chez la puppe et ensuite chez l'adulte. La

vraie difficulté est de prouver l'infestation des œufs chez l'adulte et la transmission de la maladie à la larve.¹

Nous avons vu plus haut que SCHAUDINN (1904) a trouvé des champignons dans le jabot et le tube digestif de *Culex pipiens* L. adulte; il en a vu aussi dans les œufs et dans l'intestin de la larve. Il déclare qu'il est vraisemblable que ces microorganismes se transmettent héréditairement. Nous avons reçu à ce sujet une communication des travaux inédits de M. BIRBEL, professeur à l'Université de Johannesburg, qui montre que cette variété de parasite peut infester les œufs et se transmettre à la larve. Cet auteur, étudiant à Londres en 1923 les œufs de *Culex* avait observé la présence dans ces œufs de microorganismes de nature mycélienne. Des larves provenant d'un même élevage examinées après inclusion et coloration montrèrent la présence d'un organisme enkysté dans les cellules de la partie absorbante de l'estomac. Les larves de l'élevage parasité présentèrent une grande mortalité. L'étude de microorganisme trouvés en grande abondance dans les œufs montra qu'il s'agissait de spores de Champignons. Ces faits sembleraient donc bien démontrer la possibilité d'une maladie héréditaire de nature mycélienne.

Cette infestation héréditaire des Culicidés par un Champignon ouvre la voie à diverses recherches sur la transmission de la maladie mycélienne du Moustique à d'autres animaux et aussi, sur l'infestation artificielle du *Culex* par le mycélium. Cette infestation proposée par BIRBEL comme procédé de lutte contre la Malaria est-elle possible? Nous avons fait à ce sujet quelques investigations; nous avons recherché la fréquence du parasitisme mycélien chez le *Culex* hivernant dans le but d'isoler le Champignon pathogène et d'étudier expérimentalement la possibilité de l'infestation des gîtes de Culicidés pendant l'hiver. Si pareille contamination était réalisable, on trouverait peut-être là un procédé de lutte contre les Moustiques utilisable à un moment où ils sont peu nombreux et où ils gitent en des points assez facilement accessibles. Le nombre des femelles fécondées qui passent l'hiver et font les premières pontes du printemps pourrait être sensiblement diminué. Malheureusement nos recherches ont été vaines et nous n'avons jamais retrouvé de *Culex* adultes parasités.

Il est donc vraisemblable que cette maladie mycélienne chez l'adulte est assez rare, beaucoup moins fréquente que chez la larve, que celle-ci soit acquise chez cette dernière, ce qui doit être le cas le plus général, ou héréditaire comme l'a observé BIRBEL. La rareté de la maladie chez l'adulte s'explique justement par la mortalité observée chez les larves para-

sitées qui arrivent très rarement à effectuer leur métamorphose. C'est donc au stade larvaire qu'il faudrait essayer d'infester les Culicidés par des cultures mycéliennes appropriées. Reste encore à voir si un mycélium fréquemment pathogène dans le milieu limité des bacs d'élevage continuerait à l'être une fois dilué dans les gîtes naturels des larves de Culicidés.

Quoi qu'il en soit, il nous paraît intéressant de signaler comme conclusion à cette courte revue d'une part, la variété des parasites observée : Acariens, Flagellés, Champignons, Infusoires, ciliés, d'autre part les différentes localisation des parasites : la paroi externe du corps, le tube digestif, le jabot, l'hémocœle. Le parasitisme de la surface du corps est d'une fréquence extrême aussi bien chez les Vertébrés que chez les Invertébrés; de même le parasitisme intestinal; aussi ces faits ne nous arrêteront pas. Nous désirons insister, au contraire, sur le développement de la tumeur mycélienne et sur celui de l'organisme cilié que nous avons observé et signaler à ce sujet la faiblesse des réactions de défense du *Culex* vis-à-vis de ses hôtes.

Dans le cas de la tumeur mycélienne, l'Insecte parasité ne paraît pas avoir présenté une grande résistance à l'infection et la phagocytose ne paraît pas être plus active chez les Culicidés que chez les autres Insectes. METCHNIKOFF (1892) a constaté des faits analogues chez *Cleones punctivenris*, Coléoptère parasité par un Champignon. La seule défense de ces Insectes, dit cet auteur, est la paroi chitineuse de leur corps, celle-ci franchie, ils sont sans résistance. La seule protection que le *Culex* a pu opposer au développement du mycélium est une sorte d'enkystement de l'envahisseur; mais le fait le plus frappant est l'absence totale de la défense de l'organisme de l'Insecte contre les parasites dans le cas de *Turchiniella culicis*. L'infestation quoique massive ne paraissait pas troubler l'activité du Moustique qui fut capturé pendant qu'il était en train de piquer. Les tissus de l'Insecte ne présentaient aucune altération, rien qui puisse faire penser à un processus inflammatoire, le corps adipeux en particulier paraissait entièrement normal. BALBIANI (1890) et CUÉNOT (1895) ont observé la même passivité chez les Orthoptères envahis par les larves d'autres Insectes. Ce dernier auteur signale la faiblesse de la défense phagocytaire chez les Arthropodes et le fait que lorsqu'un parasite est installé chez un autre Insecte, il n'a rien à craindre et poursuit tranquillement son évolution. Ce manque de réaction de défense chez les Insectes et chez les Arthropodes tient vraisemblablement au faible développement dans leur organisme des éléments d'origine méso-

dermique : tissu conjonctif et sang, qui jouent le plus grand rôle dans la lutte contre les maladies chez les Mammifères. C'est ainsi que s'explique la persistance des Hématozoaires, des Filaires et des Ultravirus dans l'organisme des Moustiques et l'action de ces Insectes dans la transmission de certaines maladies.

CONCLUSIONS

1^o ELEVAGE ET BIOLOGIE DE *Culex pipiens* L. — L'influence des caractères physiques et chimiques de l'eau des bacs d'élevage nous a paru être sans grande action sur l'évolution des larves. Il en est de même de la lumière. Il existe cependant un phototropisme négatif chez les larves. Pour les adultes, il est nécessaire de les faire vivre dans un milieu ayant un degré hygrométrique assez élevé, sans quoi ils se dessèchent et meurent. Ils ont un phototropisme positif.

Nos observations et expériences nous ont montré que les variations de la température et du mode d'alimentation ont une importance capitale dans le déterminisme de la vie de la larve et de l'adulte. Une nourriture riche en protéine accélère légèrement le développement des larves. Dans des conditions de nourriture égale, la rapidité du développement est fonction de la température. La durée minimum de l'évolution larvaire a été de 10 jours entre 22° et 25° C; au-dessous de 5° on observe une forte mortalité chez les larves. Nous avons étudié ensuite l'influence de la nourriture et de la température sur la reproduction. Au-dessous d'un certain minimum de température (10° C) *Culex pipiens* L. est dans l'impossibilité de se reproduire. Son activité génitale augmente avec l'élévation de la température jusque vers 28°. L'activité reproductrice est généralement subordonnée à l'absorption de nourriture sanguine, mais cet aliment n'est pas indispensable, l'Insecte pouvant se reproduire sans avoir piqué de sang. En effet la maturation des œufs s'est montrée possible expérimentalement chez des adultes nourris uniquement avec des jus de fruits, soit même chez des adultes n'ayant eu à leur disposition que de l'eau distillée, mais dont les larves avaient été abondamment nourries de substances protéiques (caillot de sang cuit, jaune d'œuf cuit). Dans certains cas l'Insecte apporte donc en naissant les réserves nécessaires pour assurer la maturation des œufs. Les variations de la température et de la nourriture déterminent chez *Culex pipiens* L. des modifications de la vie végétative et de la vie de relation que l'on peut classer sous trois

modos : l'hibernation proprement dite sans possibilité de reproduction entre 5° et 10° C; la vie ralentie sans nourriture sanguine mais avec possibilité de reproduction lorsque la température s'élève entre 10° et 15° (genre de vie qui est un mode spécial d'hibernation mais qui s'observe aussi en été si l'Insecte ne peut piquer de sang); enfin la vie active avec nourriture sanguine et reproduction maximum.

L'élévation de la température favorise une reproduction intense, mais diminue la longueur de la vie. L'abaissement de la température permet une vie plus longue et cause le phénomène d'hibernation, mais elle ralentit la reproduction, et peut même l'arrêter complètement.

Signalons enfin que nous n'avons jamais observé chez *Culex pipiens* L. de pontes sans fécondation et que le reflexe de ponte paraît ne pouvoir se déclencher qu'au contact de l'eau.

2° ÉTUDE ANATOMIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIE DE L'APPAREIL DIGESTIF ET DE LA DIGESTION CHEZ LA LARVE. — Le tube digestif de la larve comprend trois parties : l'intestin antérieur, moyen et postérieur. Etudiant les dispositions anatomiques et la structure de chacune de ces parties, nous avons exposé la formation de l'entonnoir chitineux, nous avons ensuite montré qu'il existe dans l'intestin moyen deux variétés de cellules : des cellules sécrétantes dans les cœcums et le tiers antérieur de cet intestin et des cellules absorbantes dans les deux tiers postérieurs. Les cellules sécrétantes sont des cellules polarisées, pourvues d'un noyau à gros nucléole plasmatique prenant part à la sécrétion, avec chondriocentes basaux et mitochondries apicales et, avec appareil de Golgi, supra-nucléaire. Ces cellules donnent les ferments digestifs. Les cellules absorbantes ont un chondriome abondant au pôle apical, de nombreuses vésicules et de gros grains d'origine mitochondriale au pôle basal, un appareil de Golgi supra-nucléaire. L'absorption dans ces cellules a été suivie au cours de l'assimilation d'aliments simples, tels que le sucre et le lactate de fer qui s'accumulent dans les vacuoles de la cellule. Nous avons étudié également l'absorption d'aliments complexes tels que les caillots sanguins. L'activité assimilatrice paraît être favorisée par la présence de l'entonnoir et de la membrane péritrophique qui limitent entre eux et l'épithélium intestinal un espace où se produit une digestion extracellulaire marquée, par exemple, par la formation de graisses dans cet intervalle après absorption d'hémoglobine par l'animal. Cette digestion est suivie d'une digestion intracellulaire. Dans l'intestin postérieur nous avons constaté que le colon possède lui aussi un pouvoir absorbant.

3^o ETUDE ANATOMIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE DE L'APPAREIL DIGESTIF CHEZ L'ADULTE. — Le tube digestif de l'adulte comprend les mêmes régions que chez la larve, sauf les cœcums digestifs. Après avoir décrit la disposition anatomique du carrefour œsophagien qui commande l'entrée des réservoirs de nourriture ou jabot, nous avons étudié le rôle physiologique de ces réservoirs et montré qu'ils fonctionnent exclusivement dans la digestion des jus sucrés. Nous avons décrit ensuite l'épithélium de l'intestin moyen constitué par des cellules sécrétantes antérieures et des cellules absorbantes postérieures de dimension un peu plus petites. Les cellules de la partie sécrétante étroite ont un appareil de Golgi situé tantôt au pôle apical, tantôt au pôle basal de la cellule. Dans les cellules de la partie large, cet appareil est situé au pôle apical et constitué par de nombreuses petites vacuoles distinctes. Le chondriome est formé de chondriocontes basaux et de mitochondries apicales très fines. Les cellules absorbantes ont un appareil de Golgi dont les vacuoles sont étroitement groupées et forment une petite sphère. Le chondriome est constitué de mitochondries alignées dans le sens de l'axe de la cellule du côté apical. A l'autre extrémité de la cellule, on observe quelques chondriocontes basaux et des vacuoles dans lesquelles nous avons pu décélérer les substances produites par la digestion intracellulaire. Il existe donc ici deux variétés de cellules sécrétantes, celles de la partie étroite, qui sont en continuelle sécrétion, celles du début de la partie large n'entrant en activité qu'au contact des aliments. Le fond de la partie large de l'intestin moyen est formé par des cellules absorbantes. L'étude de l'absorption des aliments simples a été pratiquée, comme pour la larve, au moyen de repas sucrés au lactate de fer. Nous avons étudié l'histophysiologie des tubes de Malpighi. Ces organes paraissent avoir en dehors de leur fonction excrétrice un rôle dans l'assimilation, car il est possible d'observer en eux l'absorption de fer. En ce qui concerne les aliments complexes et plus particulièrement la digestion du sang qui fait l'objet d'un chapitre spécial nous avons constaté : 1^o que la durée de cette digestion est fonction de la quantité de sang absorbé et de la température ambiante ; 2^o que dans l'intestin moyen se produit d'abord l'hémolyse des globules rouges, puis une cristallisation de l'hémoglobine. Cette hémoglobine redissoute dans les sucs digestifs est décomposée dans les cellules en donnant la réaction du fer dans le cytoplasme, le noyau et plus spécialement le nucléole. En même temps, on observe dans le cytoplasme une formation abondante de graisse qui se localise dans les vacuoles basales

de la cellule. Après digestion du sang, on constate dans les excreta, la présence d'acide urique. La comparaison de la digestion du sang chez l'adulte et chez la larve, montre que chez cette dernière l'entonnoir et la membrane péritrophique accélèrent les processus digestifs puisque la digestion est déjà partiellement faite entre ces membranes et la bordure en brosse de la cellule intestinale. La digestion est double : extracellulaire d'abord, intracellulaire ensuite. Chez l'adulte, au contraire, le mode de digestion se rapproche davantage du type digestif décrit chez les Vertébrés. C'est une digestion entièrement intracellulaire.

4^o ETUDE ANATOMIQUE ET HISTOPHYSIOLOGIQUE DU CORPS GRAS CHEZ LA LARVE, LA PUPE ET L'ADULTE. — Les éléments principaux du tissu adipeux sont les trophocytes et les amibocytes. Nous avons étudié également les cellules péricardiques. Le trophocyte au stade larvaire a pour rôle principal l'accumulation des réserves, d'abord sous forme d'enclaves graisseuses, puis de boules hyalines albuminoïdes. Ces deux types d'enclaves nutritives ont une origine mitochondriale. Nous avons retrouvé ces réserves chez la puppe pendant la métamorphose et enfin chez l'adulte. A ces différents stades, on constate aussi dans le trophocyte la présence de grains bruns réfringents que nous avons étudiés. Ces grains sont sécrétés par le noyau et proviennent du nucléole. Leur nombre croît avec l'âge de l'Insecte et les femelles hibernantes en sont très largement pourvues ; cependant leur nombre et leurs dimensions chez *Culex pipiens* L. sont moindres que chez *Theobaldia annulata* M. L'étude chimique de ces grains montre qu'ils appartiennent à la série des purines, ce sont des produits de déchets qui restent inclus dans la cellule qui les a sécrétés. Nous avons étudié les amibocytes et avons constaté qu'ils ont une activité phagocytaire. Les cellules péricardiques possèdent des enclaves brunes qui contiennent du fer. On peut également trouver ce métal dans les noyaux des trophocytes et même parfois dans leur cytoplasme. Le rôle du corps gras est donc double : c'est un rein d'accumulation et c'est un organe destiné à emmagasiner les réserves. Grâce à l'étude histologique du tissu adipeux aux différents stades, nous avons pu montrer que les réserves formées pendant la vie larvaire persistent chez l'adulte et lui permettent d'assurer la maturation des œufs même s'il est complètement privé de nourriture. Nous avons ainsi vérifié l'hypothèse que nous avions émise à la suite de notre étude sur les conditions de la reproduction de *Culex pipiens* L.

5^o ETUDE DE QUELQUES PARASITES. — Les Moustiques sont fréquem-

ment parasités. Nos observations nous ont montré des parasites externes (Acariens), et des parasites intestinaux (Flagellés), une tumeur mycélienne localisée dans le jabot et enfin un Infusoire nouveau *Turchiniella Culicis* Gr. et Boiss. vivant dans l'hémocoel. *Culex pipiens* L. ne présente pour ainsi dire aucune réaction de ses tissus mésodermiques vis-à-vis des parasites internes qui paraissent parfaitement tolérés; ce fait doit être général chez les Moustiques et explique leur passivité à l'égard des infections et le rôle qu'ils peuvent jouer par leur piqure dans la transmission de diverses maladies.

OUVRAGES CITÉS

1913. ASVADOUROVA (N.). Recherches sur la formation de quelques cellules pigmentaires et des pigments (*Arch. anat. microsc.* XV, 153-314, 2 pl. h. t.)
- 1890 a. BALBIANI (E.-G.). Etudes anatomiques et histologiques sur le tube digestif des *Cryptops*. (*Arch. zool. exp. et gén.* [2^e], VIII, 1-82, 6 pl. h. t.)
- 1890 b. — Sur un infusoire cilié parasite du sang de l'Aselle aquatique (*Anoplophrya circulans*). (*Rec. zool. Suisse*. II.)
1891. BATELLI (A.). Nota sugli Ixodini. (*Monit. zool. ital.* II, 4-5.)
1897. BERLESE (A.). Ricerche sugli organi a sulla funzione della digestione negli acari. (*Riv. di Pat. végét.* V. 129-195, 36 fig., 2 pl. h. t.)
- 1899-1901. — Osservazioni sopra fenomeni che avvengono durante la ninfosi degli Insetti metabolici. (*Riv. di pat. végét.* VIII; IX, 177-344, 95 fig., 7 pl. h. t.; X, 1-155, 42 fig., 6 pl. h. t.; XI.)
1901. — Interno modificazioni di alcuni tessuti durante la ninfosi della *Calliphora erythrocephala*. (*Boll. del. soc. entomol. ital.* XXXII, 253.)
1909. — Gli insetti. Loro organizzazione. II. (*Milano, Soc. Ed. Libreria* [4^e], 1909 sq.)
1859. BERNARD (Claude). De la matière glycogène chez les animaux dépourvus de foie. (*C. R. Soc. Biol.* [3^e] I, 53-55.)
1879. — Leçons sur les phénomènes de la vie. II. (*Paris, Baillière*, 8^e.)
1886. BIEDERMANN (W.). Zur Histologie und Physiologie der Schleimsecretion. (*Sitzungsber. d. Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Wien*, 3te Abt., XCIII, 255.)
1898. — Beiträge zur vergleichende Physiologie der Verdauung. I : Die Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor*. (*Pflüg. arch. f. d. ges. Physiol.* LXXII, 105-162, 2 pl. h. t.)
1905. BLANCHARD (R.). Les Moustiques. Histoire naturelle et médicale. (*Paris, F. R. de Rudeval*, 8^e, 686 p., 1 pl.)
- 1929 a. BOISSEZON (P. de). Tumeur mycélienne chez *Culex pipiens* L. (*Bull. Soc. zool. France*, LIV, 297-300, 1 fig.)
- 1929 b. — Remarques sur les conditions de la reproduction chez *Culex pipiens* L. pendant la période hivernale. (*Bull. Soc. path. exot.* XXII, 549-552.)

- 1929 c. — Expériences au sujet de la maturation des œufs chez les Culicidés. (*Bull. Soc. path. exot.* XXII, 684-688.)
- 1930 a. — Sur l'histologie et l'histophysiologie de l'intestin de la larve de *Culex pipiens* L. (*C. R. Soc. biol.* CIII, 567-568.)
- 1930 b. — Sur l'histologie et l'histophysiologie de l'intestin de *Culex pipiens* L. (imago) et en particulier sur la digestion du sang. (*C. R. Soc. biol.*, CIII, 568-570.)
- 1930 c. — Les réserves dans le corps gras de *Culex pipiens* L. et leur rôle dans la maturation des œufs. (*C. R. Soc. biol.*, CIII, 1232-1233.)
- 1930 d. — Le rôle du corps gras comme rein d'accumulation chez *Culex pipiens* L. et chez *Theobaldia annulata* M. (*C. R. Soc. biol.*, CIII, 1233-1235.)
- 1930 e. — Influence de la température sur la biologie des Culicidés. (*Bull. Soc. Zool., France*, LV, 255-261.)
1897. BORDAS (L.). L'appareil digestif des Orthoptères. Etudes morphologiques, histologiques et physiologiques de cet organe et son importance pour la classification des Orthoptères. (*Ann. sc. nat., zool.* [8^e], V, 1-192, 12 pl. h. t.)
1926. BOWEN (R.-H.). Studies on the Golgi apparatus in gland-cells. I. Gland associated with the alimentary tract. (*Quart. J. microsc. sc.*, LXX, 75-112, 6 pl. h. t.)
1855. BRAUN (A.). Algarum unicellularium genera nova et minus cognita. (*Leipzig.*)
1927. BRUMPT (E.). Précis de Parasitologie. (*Masson éd. Paris*, 4^e éd., 1402 p., 4 pl.)
1904. BRUNTZ (L.). Contribution à l'étude de l'excrétion chez les Arthropodes. (*Arch. biol.*, XX, 216-420, 3 pl. h. t.)
1911. CHAMPY (Chr.). Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. (*Arch. anat. microsc.*, XIII, 55-170, 3 pl. h. t.)
1929. CHORINE (V.) et BARANOFF (N.). Sur deux champignons parasites d'*Anopheles maculipennis* Mg. (*C. R. soc. biol.*, CI, 1025-1026.)
- 1899-1903. CHRISTOPHERS (S.). The anatomy and histology of adulte female mosquitoes. (*Rep. to the Malaria Committee, Roy. Soc. London*, Sect. 4, 20 p., 6 pl.)
1876. CHUN (C.). Ueber d. Bau, d. Entwicklung und physiol. Bedtg der Rectaldrüsen bei d. Insekten. (*Abh. d. Senkenberg naturf. ges.* Bd X.)
1929. CLAY (G.-Huft.). Ovulation requirements of *Culex pipiens* L. (*Biological Bulletin*, LVI, n° 5, 347-350.)
1905. COURMONT (J.) et ANDRÉ (Ch.). Elimination de l'acide urique par le rein des Vertébrés. (*J. physiol. et pathol. gén.*, VII, 255-260.)
1929. COUSIN (G.). Remarques sur la vie larvaire de *Lucilia sericata* Meig. (*C. R. Soc. biol.*, C, 570, 648, 731, 818, 820; CI, 653.)
1895. COUVREUR. Sur la transformation de la graisse en glycogène chez le ver à soie pendant la métamorphose. (*C. R. Soc. biol.*, [10^e], II, 796-798.)
1922. COWDRY (E.-V.). The reticular material as an indicator of physiologic reversal and secretory polarity in the thyroid cells of the guinea pig. (*Am. j. anat.*, XXX, 25-27.)

1891. CUÉNOT (L.). Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale (2^e part. : Invertébrés). (*Arch. zool. exp. et gén.* [2^e], IX, 13-90, 365-475, 593-670.)
- 1895 a. Etudes physiologiques sur les Orthoptères. (*Arch. biol.*, XIV, 293.)
- 1895 b. — L'excrétion chez les Mollusques. (*Arch. biol.*, XVI, 49.)
1897. — Les globules sanguins et les organes lymphoïdes des Invertébrés. Revue critique et nouvelles recherches. (*Arch. anat. microsc.*, I, 153-192. 1 pl. h. t.)
1898. — La région absorbante de l'intestin de la Blatte. (*Arch. zool. exp. et gén.* [3^e], VI, N. et R., p. LXV.)
1928. — Traité de physiologie normale et pathologique. III, Physiologie du foie et de l'appareil urinaire. Art. : Les foies des Invertébrés (311-315, 2 fig.); l'excrétion (318-339, 21 fig.). (*Paris, Masson*, 4^e.)
1846. a. DAVY (J.). Note on the excrements of Insects. (*Edinburg new philos. j.*, XL, 231.)
1846. b. — Additional notice on the urinary excrements of insects with some observations of that of spiders. (*Ibid.*, XL.)
1904. DEEGENER (P.). Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. (*Zool. Jahrb., Anat.*, XX, 499-676, II pl., 2 fig.)
1921. DEMINA (J.-A.) et NICOLSKY (W.-W.). Sur le développement des larves d'*Anopheles maculipennis* en fonction de la valeur chimique des collections d'eau. (*Russian J. of trop. méd.*, VI, p. 445.)
1924. DERRIEN (E.) et TURCHINI (J.). De la caractérisation cytochimique des enclaves albuminoïdes. (*Bull. de la soc. des sc. méd. et Biol. de Montpellier et du Languedoc méditerranéen* V, 174-177.)
1919. DIWANY (Hassan-Fouad). Etude histologique de l'embryotrophe hématique des mammifères et du tube digestif de quelques invertébrés hématophages. (*Th. sc. Paris*, 8^o), 174 p., 5 pl. h. t.)
1929. DORNESCO (G.-T.). L'appareil de Golgi dans les cellules hépatiques de *Lacerta viridis* L. (*C. R. Soc. biol.*, CII, 366-368.)
1898. DUBOSCQ (O.). Recherches sur les Chilopodes. (*Arch. zool. exp. et gén.* [3^e], VI, 481-650, 7 pl. h. t.)
1844. DUFOUR (L.). Anatomie générale des Diptères. Chap. III : Appareil digestif. (*Ann. sc. nat., zool.* [3^e], I, 248-249.)
1921. EHRENBERG. Die Exkretion Tracheates Handwörterbuch der Vergleichenden Physiologie (Bd II, 2te Hft, 695-759.)
1924. ENGEL (Erich Otto). Das Rectum des Dipteren in morphologischer und histologischer Hinsicht. (*Ztschr. f. wissenschaft. zool.*, CXXII, 503-533, 16 fig.)
1926. ETIENNE (G.) et VERAÏN (M.). Dosage de certaines substances par densité optique. (*C. R. Soc. biol.*, XCIV, 674.)
1856. FABRE (M.). Etude sur l'instinct et les métamorphoses chez les Sphégiens. (*Ann. Sc. nat., zool.*, [4^e], VI, 137-183, 2 pl. h. t.)
1863. — Etude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les Insectes. (*Ann. sc. nat.* [4^e], XIX, 361-362.)
1909. FAUSSEK (V.). Ueber Guaniablagerung bei Spinnen. (*Zool. Anz.*, XXXV, 66-75.)

1924. FLORENTIN (P.). Recherches expérimentales sur la biligénie pigmentaire normale et pathologique. (*Th. méd. Nancy*, 8°, 184 p.; *Rev. méd. Est*, 1925, IV, 18-21.)
1882. FRENZEL (J.). Ueber Bau und Tätigkeit des Verdauungskanal der Larve des *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden. (*Berl. entomol. Ztschr.*, II.)
1885. — Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. (*Arch. f. mikr. Anat.*, XXV, 176-229, 38 fig.)
1886. — *O. cit.* (*Ibid.*, XXVI, 241-300.)
1914. FROIN. L'auto-hémolyse et la séro-hémolyse. L'auto-hémolyse « in-vitro » et la bilirubigénie. (*C. R. Soc. biol.*, LXXII n° 1, 762-763.)
1906. GALLI-VALERIO et DE JONGH (Rochaz). Manuel pour la lutte contre les Moustiques. (*Paris, Maloine*, éd. 245 p.)
1925. GHOSH (Ek.). On a new Ciliate, *Balantidium Knowlesi*, sp. nov., a cœlomic parasite in *Culicoides peregrinus*. (*Parasitology*, XVII, 189, 1 fig.)
1900. GILES (G.). A handbook of the gnats or mosquitoes, giving the anatomy and life history of the Culicidae. (*London, J. Bab.*, gr. 8°, VIII, 374 p., 8 pl.)
1926. GIROUD (A.). Les variations de la position de l'appareil de Golgi, leur interprétation. (*C. R. ass. anat.*, Liège, 222-227.)
1928. — Polarité cellulaire et appareil de Golgi. (*Bull. histol. appliq. à la physiol.*, V, 146-152.)
1922. GOORMAGHTIGH (N.). Contribution à l'étude du fonctionnement de la capsule surrénale humaine à l'état normal et dans les états infectieux, en particulier dans les gangrènes gazeuses. (*Th. méd. Gand*, 8°, 43 p., 8 pl. h. t.; *Arch. méd. exp.*, XXVIII, 277.)
1928. GOUTCHAROW (G.-D.). Nutrition des larves d'*Anopheles maculipennis* dans des conditions artificielles. (*Russ. jour. of trop. méd.*, VI, 482.)
1898. GRANDIS et MUZIO. Sur les processus d'assimilation de *Calidium sanguineum*. (*Arch. ital. biol.*, XXIX, 315-324.)
1900. GRANDPRÉ (Ad. de) et CHARMOY (Daruty de). Les Moustiques. Anatomie et biologie. Contribution à l'étude des Culicidés et principalement des genres *Culex* et *Anophèles*. (Port Louis in-8°, 59 p., 5 pl.)
1929. GRASSÉ (P.) et BOISSEZON (P. de). *Turchiniella culicis* n. g., n. sp., Infusoire parasite de l'hémocoel d'un *Culex* adulte. (*Bull. Soc. zool. France*, LIV 187-191.)
1900. GRASSI (G.-B.). Studi di uno zoologo sulla malaria. (*Roma, v. Salviucci*, 4° 215 p., 5 pl. h. t.)
1921. — Osservazioni sul la biologia degli Anofeli. (*Ann. d'igiène*, XXXI, 329.)
1906. GRYNFELTT (.) et MESTREZAT (.). Sur un nouveau procédé de dépigmentation des préparations histologiques (*C. R. Soc. Biol.*, LXI, 87.)
1900. HÉDON (E.). Art. « Digestion » in Dictionnaire de Physiologie par Ch. Richet. (*Paris Alcan*, 4°, IV, 905-949.)
1929. — Précis de Physiologie. (*Paris, Doin*, 10^e éd., 8°, 869 p.)
1888. HEIDENHAIN (R.) Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarm-epithels. (*Pflüg. Arch.*, XLIII, Suppt., 25.)

1897. HENNEGUY (L.-F.). Note sur l'existence des calcosphérites dans le corps graisseux des larves de Diptères. (*Arch. anat. microsc.*, I, 125-128, 3 pl.)
1900. — Le corps adipeux des Muscides pendant l'histolyse. (*C. R. Acad. sc. Paris*, CXXXI, 908.)
1904. — Les Insectes. (Morphologie, reproduction, embryogénie). (*Paris, Masson*, 8°, 824 p., 4 pl.)
1912. HOLLANDE (A.-Ch.). Différenciation chromatique des éléments de la cellule par l'emploi de quatre colorants électifs. (*Arch. zool. exp. et gén.*, X, not. et rev.)
1915. — Coloration vitale par le carmin soluble chez les Insectes. (*C. R. Acad. sc. Paris*, XLXI, 578-580.)
1916. — Le rôle physiologique des cellules péricardiques chez les Insectes et leur coloration vitale par le carminate d'ammoniaque. (*Arch. zool. exp. et gén.*, LV, not. et rev., LXVII-LXXIV.)
1923. — La cellule péricardiale des Insectes. (*Arch. anat. microsc.*, XVIII, 85-307, fig., 4 pl. h. t.)
1917. HOLT (C.). Multiple complexes in the alimentary tract of *Culex pipiens*. (*J. morphol.*, Philadelphia, XXIX, 607-617.)
1918. HUFNAGEL (A.). Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (*Hyponomeuta padella* L.). (*Th. sc. Paris*, 155 p., 3 pl. ht.)
1921. HUGOUNENQ (L.). Précis de Chimie physiologique et pathologique. (*Paris, Gaston Doin, éd.*, 4^e éd., 8°, 785 p.)
1925. IMMS (A.-D.). A general text book of entomology, including the anatomy, physiology, development and classification of insects. (*London, Methuen*, gr. 8°, XII, 698 p.)
1875. JOUSSET DE BELLESME. Physiologie comparée. Recherches expérimentales sur la digestion des Insectes et en particulier de la Blatte. (*Paris, Baillière*, 8°, VII, 87 p., 7 pl. ht.)
1899. KARAWAIEW (W.). Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium paniceum* O. (*Biol. Centralbt.*, XIX, 122, 161, 196.)
- 1921 a. KEILIN (D.). On a new Ciliate : *Lambornella stegomyiae* n. g., n. sp., parasitic in the body-cavity of the larvae of *Stegomyia scutellaris Walkeri* (Diptera, Nematocera, Culicidae). (*Parasitology*, XIII, 216-224.)
- 1921 b. — On a type of Fungus *Coelomyces Stegomyiae* ng., n. sp. parasitic in the body-cavity of the Larva of *Stegomyia scutellaris Walkeri* (Diptera; Nematocera, Culicidae). (With 7 Text-figures.) (*Parasitology*, XIII, 225-234.)
1881. KLEIN. Histological notes. (*Quart. journ.*, 1881, 231.)
1908. KOLMANN (M.). Recherches sur les leucocytes et le tissu lymphoïde des Invertébrés. (*Ann. sc. nat., zool.*, VIII, 240.)
1900. KOSCHEVNIKOV (G.-A.). Ueber den Fettkörper und die Enocyten der Honigbiene (*Apis mellifera* L.). (*Zool. Anz.*, XXIII, n° 618, p. 337.)
- 1895-1899 KORSCHETT (E.) and HEIDER (K.). Text-book of the embryology of Invertebrates (Engl. ed.). (*London, Sonnenschein*, 8°, 3 vol.)
1839. KOWALEVSKY (A.). Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane. (*Biol. Centralbt.*, IX, 33, 65, 127.)

- 1892 a. — Sur les organes excréteurs chez les Arthropodes terrestres. (*Congr. intern. zool.*, [2] (Moscou), 1^{re} part., p. 187.)
- 1892 b. — Ein Beitrag zur Kenntnis der Exkretionsorgane der Pantopoden. (*Mém. Acad. impér. sc. St-Petersbourg*, [7^e], XXXVIII, n° 12, 1-9, 1 pl. h. t.)
- 1875-1881. KUNCKEL D'HERCULAIS (J.). Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles, Insectes Diptères de la famille des Syrphides. (Paris, Masson, 2 vol. in-fol., pl. n. et col.)
1929. LANGERON (M.). Mycose d'une larve de *Culex hortensis* de Corse. (*Ann. de Parasit.*, VII, 107-111.)
1865. LANDOIS (H.). Ueber die Funktion des Fettkörpers. (*Ztschr. f. wissensch. Zool.*, XV, 371-372.)
1905. LEBREDO (M.-G.). Algunas observaciones sobre la anatomia del Mosquito. (*Rev. med. trop.*, Habana, VI.)
1919. LECLERC DU SABLON (M.), BONNIER (G.) et CERIGHELLI (R.). Cours de Botanique. (Paris, Libr. génér. de l'enseignement, 8^o, fasc. 6.)
1928. LEGENDRE (J.). La psychologie du *Culex pipiens* L. (*C. R. Acad. sc. Paris*, LXXXVI, 774.)
1930. — Observations sur la biologie de *Stegomyia fasciata* de la boucle du Niger. (*Bull. Acad. méd.*, [3^e], CIII, 71-75.)
1902. LÉGER (L.). Sur un flagellé parasite de *Anopheles maculipennis*. (*C. R. Soc. biol.*, LIV, 354-356, 10 fig.)
- 1899 a. LÉGER (L.) et DUBOSCQ (O.). Sur les tubes de Malpighi des Grillons. (*C. R. Soc. biol.*, [2^e], I, 527-529.)
- 1899 b. — Notes biologiques sur les Grillons. (*Arch. zool. xp. et gén.*, [3^e], VII, not. et rev., p. xxxv.)
1900. — *Op. cit.* : IV : Sécrétion intestinale. (*Ibid.*, [3^e]; VIII, not. et rev., p. XLIX.)
1902. — Les Grégaires et l'épithélium intestinal chez les Trachéates. (*Arch. parasit.*, VI, 377-473, 8 fig., 5 pl. h. t.)
1909. — Protistes parasites de l'intestin d'une larve de Ptycoptera et leur action sur l'hôte (*Bull. Acad. roy. Belgique*, sect. sc., n° 8, 885-902.)
1863. LEYDIG (Fr.). Einiges über den Fettkörper der Arthropoden. (*Arch. f. Anat. Physiol. u. wissensch. Med.*, 1863, 192-203.)
1921. LICHTENSTEIN (J.). *Ophryoglena collini* n. sp., parasite coelomique des larves d'Ephémères. (*C. R. Soc. biol.*, LXXXV, 794-796, 1 fig.)
1864. LINDEMAN (K.). Structura des Fettkörpers. (*Bull. soc. impér. naturalistes, Moscou*, 1864, 521-526.)
1903. LOISEL (G.). Essai sur la technique microchimique comparative de la léci-thine et des graisses neutres. (*C. R. Soc. biol.*, LV, 703-707.)
1923. MAC ARTHUR (W.-P.). A holotrichous Ciliate pathogenic to *Theobaldia annulata* Schrank. (*J. roy. army med. corps*, XXXVIII, 83, 92, 5 fig.; *Bull. Inst. Pasteur*, XXI, 254.)
1894. MAC CALLUM (A.-B.). On the absorption of iron in the animal body. (*Jour. of physiol.*, XVI, 268-297, 1 pl.)
1909. MAC DUNNOUGH (J.). Ueber den Bau des Darms und seine Anhänge von *Chrysopa perla* L. (*Arch. f. Naturgesch.*, I Jahrg, III.)

1927. MAC GRÉGOR (M.-E.). Mosquito surveys. (London, Baillière Tyn dall, 8°.)
1890. MARCHAL (P.). Contribution à l'étude de la désassimilation de l'azote; l'acide urique et la fonction rénale chez les Invertébrés. (*Mém. Soc. zool. France*, VII, 87.)
1896. — Remarque sur l'origine et les fonctions des tubes de Malpighi. (*Bull. Soc. entomol. France*, p. 257.)
1901. MESNIL (F.). Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases chez les Actinies. (*Ann. Inst. Past.*, XV, 352-397.)
1929. — Note bibliographique au sujet de : Contribution à l'étude de la digestion chez les Gnathiidae. Mouchet (S.). (*Bull. Inst. Past.*, XXVII, n° 8, 340-341.)
1896. METALNIKOFF (S.). Sur l'absorption du fer par le tube digestif de la Blatte. (*Bull. acad. impér. sc. St Pétersbourg*, IV, 495.)
1902. — Beiträge zur Anatomie und Physiologie der München larve. (*Bull. Acad. Impér. sc. St. Pétersbourg*, XVII, 49.)
1892. METCHNIKOFF (E.). Leçons sur la pathologie comparée de l'inflammation, faites à l'Institut Pasteur en avril et mai 1891. (Paris, Masson, 8°, XI, 239 p., 3 pl. col. h. t.)
1923. MILLOT (J.). Le pigment purique chez les Vertébrés inférieurs. (*Th. méd. Paris*, 1923, n° 235, 8°, VIII, 102 p., 4 pl. h. t.)
1926. — Contribution à l'histophysiologie des Aranéides. (*Th. sc. Paris*, 1926 et *Bull. biol. France et Belgique*, Suppl. VIII, 249 p., 5 pl. col. h. t.)
1899. MINGAZZINI (P.). Ricerche sul canale digerente delle larve del *Lamellicorni fitofagi*. (*Mitth. aus der zool. Stat. zu Neapel*, IX, Aft., I; Abdr., 17-18.)
1833. MILNE-EDWARDS (H.). Observations sur la sécrétion urinaire chez les Insectes. (*Ann. Soc. entomol. France*, II, 64.)
1925. MISSIROLI (A.). I tubuli del Malpighi nell' *Anopheles claviger* ibernante. Ia nota. (*Ann. d'ig.*, Roma, XXXV, 113-122.)
1928. MOUCHET (S.). Contribution à l'étude de la digestion chez les Gnathiidae. (*Bull. Soc. zool. France*, LIII, 442-452.)
1904. MULON (P.). Action de l'acide osmique sur la graisse surrénale et les graisses en général (histo-chimie et technique). (*C. R. Ass. Anat.*, VI^e réunion, Toulouse, 12-23.)
1898. NEEDHAM (J.-C.). The digestive epithelium of Dragon-fly nymphs. (*Zool. bull.*, Boston, I, 103.)
1894. NICOLAS (A.). Les « bourgeons germinatifs » dans l'intestin de la larve de la Salamandre. (*Bibl. anat.*, III, 37-42.)
1922. NOEL (R.). Recherches histophysiologiques sur la cellule hépatique des Mammifères. (*Th. sc. Paris*; *Arch. anat. microsc.*, XIX, 1-158, fig., 8 pl. h. t.)
1912. NORDENSKIÖLD (E.). Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*. (*Zool. Jahrb.*, Iena, 78-106.)
- 1902 sq. NÜTTAL and SHIPPLEY. Studies relation of malaria. Structure and biology of *Anopheles*. (*Journ. of hyg.*, I, 47-77, 270-276, 451-484; II, 58-84; III, 159-215.)

1928. PARAT (M.). Contribution à l'étude morphologique et physiologique du cytoplasme. Chondriome, vacuome (appareil de Golgi), enclaves, etc., ph, oxydases, peroxydases, rH de la cellule animale (*Th. sc. Paris; Arch. anat. microsc.*, XXIV, 73-357, 53 fig., 3 pl. h. t.)
1902. PÉREZ (Ch.). Contribution à l'étude des métamorphoses. (*Th. sc. Paris*, 8°, 234 p., 3 pl.; *Bull. biol. France et Belgique*, XXXVII.)
1910. — Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides : *Calliphora erythrocephala* Mg. (*Arch. zool. exp. et gén.* [5^e], IV, 1-274, 162 fig., 16 pl. h. t.)
1920. — Sur les inclusions des cellules grasses des Insectes pendant la métamorphose. (*Arch. zool. exp. et gén.*, LIX, not. et rev., 5-11.)
1900. PETRUNKEWITSCH (A.). Verdauungsorgane von *P. Orientalis* und *Bl. germanica*. Histologische und physiologische Studien. (*Zool. Jahrb., Morphol.*, XIII); *Zool., Anz.*, XXII.)
1875. PLATEAU (F.). Recherches sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. (*Mém. Acad. roy. Sc. Belgique*, XLI, 122 p., 3 pl. h. t.)
1876. — Note sur les phénomènes de digestion chez la Blatte américaine. (*Bull. Acad. roy. sc. Belgique*, XLI, I, 920)
1877. — Note additionnelle au mémoire sur les phénomènes de la digestion chez les Insectes. (*Bull. Acad. roy. sc. Belgique* [2^e], XLIV, 710-733.)
1878. — Recherches sur les phénomènes de la digestion et sur la structure de l'appareil digestif chez les Myriapodes de Belgique. (*Mém. Acad. roy. sc. Belgique*, XLII, 91 p., 3 pl. h. t.)
1909. a. PORTIER (P.). Recherches physiologiques sur les Insectes aquatiques. I. Digestion de la larve du Dytique. (*C. R. Soc. biol. Paris*, LXVI, 343-344.)
- 1909 b. — *Op. cit.* II: Digestion des larves de Dytique, d'Hydrobius et d'Hydrophile. (*Ibid.*, LXVI, 379-382.)
1847. POUCHET (F.-A.). Sur l'appareil digestif du Cousin (*Culex pipiens*). (*C. R. Acad. sc. Paris*, XXV, 589.)
1902. POZZI-ESCOT (Em.). Etat actuel de nos connaissances sur les oxydases et les réductases. (*Paris, J. Rousset*, 8°.)
1900. PRENANT (A.). Les cellules trachéales de la larve de l'Oestre du Cheval. (*Bull. Soc. sc. Nancy*, I, 133-134.)
1924. PRENANT (M.). Notes sur les parties calcifiées des téguments chez *Pollicipes cornuopis* Leach. (*Bull. Soc. Zool. France*, XLIX, 611-612, 5 fig.)
1885. RABL (C.). Ueber Zelltheilung. (*Morphol. Jahrb.*, X, 214-330, 7 pl. h. t.)
1888. RACHKE (E.-W.). Die Larve von *Culex nemorosus* (*Arch. f. Naturgesch.*, LIII, I, 133-163.)
1887. RANVIER (L.-A.). Le mécanisme de la sécrétion. (*J. micrograph.*, XI, 14.)
1906. REGEN (J.). Untersuchungen ueber der Winterschlaf der Larven von *Gryllus campestris*. (*Zool. Anz.*, XXX, 131-135.)
1929. RIKITAHONDA. The Golgi apparatus in the glandular cells of submaxillary gland of the adult albino rat. (*Fol. anat. jap.*, VII, 203-217, 3 pl. h. t.)
1919. ROUBAUD (E.). Les particularités de la nutrition et la vie symbiotique chez les mouches tsé-tsé. (*Ann. Inst. Pasteur*, XXXII, 489-536.)

1923. — Les désharmonies de la fonction rénale et leurs conséquences chez le Moustique. (*Ann. Inst. Pasteur*, XXXVIII, 627-679.)
- 1929 a. — Cycle autogène d'attente et générations hivernales suractives inapparentes chez le Moustique commun, *Culex pipiens* L. (*C. R. Acad. sc. Paris*, CLXXXVIII, 735-738.)
- 1929 b. — Recherches biologiques sur le Moustique de la fièvre jaune. *Aedes Argenteus* P. (*Ann. Inst. Pasteur*, XLIII, 1093-1209.)
1930. — Suspension évolutive et hibernation larvaire obligatoire, provoquées par la chaleur, chez le Moustique commun, *Culex pipiens* L. Les diapauses vraies et les pseudo-diapauses chez les Insectes. (*C. R. Acad. sc. Paris*, CXC, 324-326.)
1897. ROSS (R.). The experimental production of malaria fever by the Mosquito. (*Indian med. res. Calcutta*, XII, 322-352.)
1899. — Infections of birds with *Proteosoma* by the bites of Mosquitoes. (*Indian med. gazette*, n° 1, p. 1.)
1927. ROY (D.-N.). Physiology and fonction of œsophagal diverticulum and of salivary gland in mosquitoes. (*Ind. med. j. res.*, 995.)
1896. SADONES (J.). L'appareil digestif et respiratoire larvaire des Odonates. (*La Cellule*, XI, 274-320, 3 pl. h. t.)
1909. SAMSON (Kat). Zur Anatomie und Biologie von *Ixodes ricinus* L. (*Ztschr. f. wiss. Zool.*, XCIII, 185-236, 18 fig., 4 pl. h. t.)
1904. SCHAUDINN (F.). Generations und Wirtswechsel bei *Trypanosoma* und *Spirochaete*. (*Arbeiten aus d. Kais. Gesundheitsamte*, XX, 388-439.)
1878. SCHINDLER (E.). Beiträge zur Kenntniss der Malpighischen gefässe der Insekten. (*Ztschr. f. wiss. Zool.*, XXX, 587.)
1887. SCHNEIDER Ueber den Darm der Arthropoden besonders der Insekten (*Zool. Anzeiger*. 10 Jahre. 139-130.)
1923. SÉGUY (E.). Histoire naturelle des Moustiques de France, in : Encyclopedie pratique du naturaliste, XIV. (*Paris, Le Chevallier*, in 12, 225 p.)
1905. SÉMICHON (L.). La formation des réserves dans le corps adipeux des Mellifères solitaires. (*Bull. Muséum Paris*, X, 555-557.)
1906. — Signification physiologique des cellules à urate chez les Mellifères solitaires. Recherches morphologiques et biologiques chez les Mellifères. (*Bull. biol. France et Belgique*, XL, 281-439, 52 fig., 3 pl. h. t.)
1917. SEN. A preliminary note on the role of blood in ovulation of Culicidae. (*Ind. j. med. res.*, IV, 729-753.)
1903. SERGENT (Edm. et Et.). Moustiques et maladies infectieuses, in : Encyclopédie scientifique des aides-mémoires. (M. Leauté). (*Paris, Masson*, 8°, 176 p., 40 fig.)
1858. SIRODOT (S.). Recherches sur la sécrétion urinaire chez les Insectes. (*Ann. sc. nat., zool.*, [4^e], X, 251.)
1904. SLOSSE. Recherches expérimentales sur la formation de la graisse aux dépens des albumines. (*Ann. Soc. roy. sc. med. et nat.*, Bruxelles, XIII, I.)
1928. SMORDINZEW, SENBENZOW et ADOWA. Les variations de la réaction réelle des réservoirs d'eau artificiels dans les recherches sur la biologie des Anophèles. (*C. R. Soc. biol.*, XCIX, 1763.)

1906. STEPHENS (J.) et CHRISTOPHERS (S.). Etude pratique du paludisme et des parasites du sang Trad. franç. par Edm. et Et. Sergent. (Paris, O. Doin, 12°, 400 p.)
1907. STUHLMANN. Beiträge zur Kenntniss der Tsetsefliege : *Glossina fusca* und *gl. tachinoïdes*. (Arbeiten aus d. Kaiserliche Gesundheitsamte, XXVI, n° 3, 4 pl., 300-384.)
1905. THOMPSON (M.-T.). Alimentary canal of the Mosquito. (Proceed. of the Boston soc. of nat. hist., XXXII, 145.)
1924. TREILLARD (M.) et LWOFF (A.). Sur un infusoire parasite de la cavité générale des larves de Chironomes : *Glaucoma piriformis*. Sa sexualité. (C. R. Acad. Sc. Paris, CLXXVIII, 1761; Bull. Inst. Pasteur, XXIII, 900.)
1923. TURCHINI (J.). Histologie comparée de la cellule rénale, l'excrétion urinaire chez les Mollusques. (Th. sc. Paris, G. Doin; Arch. morph. gén. et exp., XVIII, 253 p., 4 pl. h. t.)
- 1926 a. — L'appareil de Golgi dans diverses cellules glandulaires. (C. R. Ass. anat. XXI^e réun. (Liège) p. 608.)
- 1926 b. — De la situation de l'appareil de Golgi dans quelques cellules glandulaires. (Bull. Soc. sc. méd. et biol. Montpellier, VII, 452-454.)
1927. — Appareil de Golgi et polarité glandulaire. Déterminisme de la position de cet appareil. (Bull. histol. appliq. à la physiol., IV, 10-14.)
- 1923 a. TURCHINI (J.) et VERNE (J.). Développement du tissu érectile des corps caverneux du veau. (C. R. Ass. anat., XVIII^e réun. (Lyon), p. 479.)
- 1923 b. — Sur l'histogénèse de l'appareil vasculaire érectile dans le corps caverneux de quelques Mammifères. (Bull. biol. France et Belgique, LVII, 159-173, 1 pl.)
1877. TURSINI (G.). Un primo passo nella ricerca del assorbimento intestinale delli Arthropodi. (Rend. della r. acad. di sc. fis. et nat. di Napoli, XVI.)
1896. VALÉRY-MAYET (M.). Une nouvelle fonction des tubes de Malpighi. (Bull. Soc. entomol. France, 122-126-207-208.)
1890. VAN GEUCHTEN (A.). Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de *Ptychoptera contaminata*. I. Etude du revêtement épithélial et recherches sur la sécrétion. (La Cellule, VI, 185-291, 6 pl. h. t.)
1886. VAUGEL (E.). Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungs-apparatus des Wasserkäfers. (*Hydrophilus piceus*) (Nat. Hefte Pest. X.)
1903. VENEZIANI (A.). Nota sulla struttura istologica e sul meccanismo d'escrezione dei tubi di Malpighi. (Monit. zool. ital., Firenze, XIV, 322-324.)
1904. — Valore morphologico et fisiologico dei tubi Malpighiani. (Redia. Giorn. di entomol., II, 176-230, 3 pl.)
1905. VERNON (E.). Zur Entwicklung der Verdauungskanals bei *Bombyx mori*. (Ztschr. f. wiss. Zool., LXXXII, 523-600, 4 pl.)
1863. WAGNER (N.). Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung der Insectenlarven (Ztschr. f. wiss. Zool., XIII, 514-529, 2 pl. h. t.)
1921. WESINGER (Lund). Contribution to the biology of the danish Culicidae. (Mém. Acad. Roy. sc. et let. Danemark, [8^e] 7, I, pp. 1210, 19 fig., 12 pl. h. t.)

1910. WESTER (D.-H.). Ueber die Verbreitung und Lokalisation des Chitin in Tierreich. (*Zool. Jahrb. I. Systematik*, XXVIII, 531-568, fig., 1 pl. h. t.)
1883. WIELOWIEJSKI (H. V.). Ueber die Fettkörper von *Corethra plumicornis* und seine Entwicklung. (*Zool. Anz.*, VI Jhrg., 318-322.)
1924. a. WRIGHT (W.-R.). On the function of the œsophageal diverticula in the adult female mosquito. (*Ann. trop. med. and parasitol.*, XVIII, 77-82.)
- 1924 b. — On the hibernation of adult mosquitoes. (*Ibid.*, 619-627.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XIV

- FIG. 1. *Culex pipiens* L. (larve). Sécrétion des ferments digestifs. Intestin moyen. Sécrétion d'origine nucléaire, chromatine sortant du noyau. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$
- FIG. 2. (Larve). Sécrétion des ferments digestifs. Intestin moyen. Divers aspects de sécrétion nucléolaire. Fixation : Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 3. (Larve). Intestin moyen. Cellule sécrétante au repos. Fixation : Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 4. (Larve). Sécrétion des ferments digestifs. Intestin moyen, vacuole cytoplasmique. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 5. (Larve). Sécrétion des ferments digestifs. Intestin moyen. Condensation du cytoplasme apical. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 6. (Larve). Cellules absorbantes de l'intestin moyen avec cytoplasme vacuolaire à la base. Section des tubes de Malpighi. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 7. (Larve). Cellule du colon avec cytoplasme vacuolaire à la base; e, entonnoir. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 8. (Larve). Sécrétion des ferments digestifs. Intestin moyen sécrétion nucléolaire. Fixation : Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 9. (Larve). Intestin moyen. Excrétion. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 700$.
- FIG. 10. (Larve). Coupe tangentielle de l'intestin moyen montrant les cellules de remplacement. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 200$.

PLANCHE XV

- FIG. 11. *Culex pipiens* L. (Adulte). Intestin moyen partie étroite cellules sécrétantes. Appareil de Golgi. Technique de Cajal : Fixation au formol urane. Imprégnation à l'argent. $\times 850$.
- FIG. 12. (Larve). Chondriome des cellules sécrétantes de l'intestin moyen. Technique de Regaud. $\times 700$.
- FIG. 13. (Adulte). Intestin moyen. Cellules absorbantes. Chondriome. Technique de Regaud. $\times 900$.
- FIG. 14. (Larve). Intestin postérieur. Chondriome. Technique de Regaud. $\times 700$.
- FIG. 15. (Larve). Intestin moyen. Chondriome de la cellule absorbante. Technique de Regaud. $\times 700$.
- FIG. 16. (Larve). Appareil de Golgi d'une cellule sécrétante d'un cœcum digestif. Technique de Cajal : Fixation au formol urane. Imprégnation à l'argent. $\times 700$.
- FIG. 17. (Adulte). Intestin moyen cellules sécrétantes. Chondriome. Technique de Regaud. $\times 850$.
- FIG. 18. (Larve). Intestin moyen. Appareil de Golgi de la cellule absorbante. Technique de Cajal : Fixation au formol urane. Imprégnation à l'argent. $\times 700$.

PLANCHE XVI

- FIG. 19. *Culex pipiens* L. (Adulte). Intestin moyen. Cellules absorbantes. Appareil de Golgi. Technique de Cajal : Fixation au formol urane. Imprégnation à l'argent. $\times 850$
- FIG. 20. (Adulte). Intestin moyen. Cellules sécrétantes du début de la partie large. Appareil de Golgi. Technique de Cajal : Fixation au formol urane. Imprégnation à l'argent. $\times 850$.
- FIG. 21. (Adulte). Intestin moyen. Cellules absorbantes pendant la digestion du sang. Fer dans les cellules de l'intestin moyen, le nucléole et le noyau, i. Fer dans le cytoplasme et les nucléoles des noyaux du tissu adipeux périphérique, a. Fixation : alcool à 100°. Démasquage à l'alcool acide chlorhydrique à 3 0/0. Technique de Turnbull. Coloration : Carmin aluné. $\times 700$.
- FIG. 22. (Adulte). Mise en évidence du fer dans le nucléole des tubes de Malpighi, tm et dans le vitellus des œufs, v. Fixation à l'alcool à 100°. Technique de Mac Callum. Bleu de Turnbull. $\times 700$.

- FIG. 23. (Adulte). Cellules péricardiques après repas sanguin présence de fer dans les grains de pigment. Fixation à l'alcool à 100°. Technique de Turnbull après démasquage. $\times 700$.
- FIG. 24. (Larve. Après nourriture de caillots de sang). Cellules absorbantes de l'intestin moyen. Fixation à l'alcool à 100°. Technique de Mac Callum. Démasquage à l'alcool acide chlorhydrique à 3 0/0, 24 heures. Bleu de Turnbull. Localisation du fer dans tout le cytoplasme et en particulier dans le nucléole. $\times 700$.
- FIG. 25. (Larve. Après nourriture de caillots de sang.) Cellule absorbantes de l'intestin moyen. Fixation : Liquide de Flemming. Formation des graisses dans les cils de la bordure striée et accumulation des graisses au pôle apical de la cellule absorbante de l'intestin moyen. $\times 700$.
- FIG. 26. (Adulte). Intestin moyen. Cellules absorbantes de l'intestin moyen, *i*, pendant la digestion du sang. Graisse dans les vacuoles. Corps gras périphérique, *a*, avec Amibocytes. Fixation : Liquide de Flemming. Coloration : safranine-acide picrique. $\times 700$.
- FIG. 27. (Adulte). Digestion du sang dans l'intestin moyen montrant l'aspect des hématies, *h*, leur hémolyse et la transformation en cristaux, les cellules absorbantes de l'intestin moyen, *i*, avec leurs vacuoles claires et quelques plastes safraninophiles. Corps gras périphérique, *a*. Fixation : Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : safranine-acide picrique. $\times 700$.

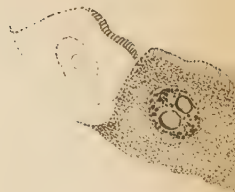
PLANCHE XVII

- FIG. 28. *Theobaldia annulata* M. (Adulte). Corps gras périphérique abdominal pendant l'hibernation montrant l'origine nucléaire des grains réfringents. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 850$.
- FIG. 29. *Culex pipiens* L. (Adulte nouveau-né). Corps gras abdominal avec nombreuses enclaves graisseuses et albuminoïdes. Fixation : Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : Hémalun-Eosine-orange. $\times 850$
- FIG. 30. *Culex pipiens* L. (Larve 2^e stade). Trophocyte ou cellule grasse. Enclaves graisseuses. Fixation : Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 850$.
- FIG. 31. *Culex pipiens* L. (Pupe). Corps gras thoracique avec cytoplasme granuleux et enclaves graisseuses et albuminoïdes. Fixation : Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : Hémalun-Eosine-orange. $\times 850$.
- FIG. 32. *Culex pipiens* L. (Femelle après la ponte, près de mourir). Corps gras ayant perdu ses réserves. Fixation, Liquide de Duboscq-Brasil. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 850$.
- FIG. 33. *Culex pipiens* L. (Larve 4^e stade). Trophocyte ou cellule grasse avec une enclave graisseuse et plusieurs enclaves albuminoïdes. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 850$.
- FIG. 34. *Theobaldia annulata* M. (Pupe). Corps gras périphérique abdominal. Grains réfringents très abondants. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 850$.
- FIG. 35. *Culex pipiens* L. (Adulte). Intestin moyen, partie étroite. Cellules sécrétantes, sécrétion vitreuse. Fixation : Liquide de Sémichon. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 850$.
- FIG. 36. *Culex pipiens* L. (Adulte). Intestin moyen, début partie large. Sécration nucléolaire. Fixation : Alcool à 90°. Coloration : Hémalun-Eosine. $\times 850$.

1



2.



4..



5.



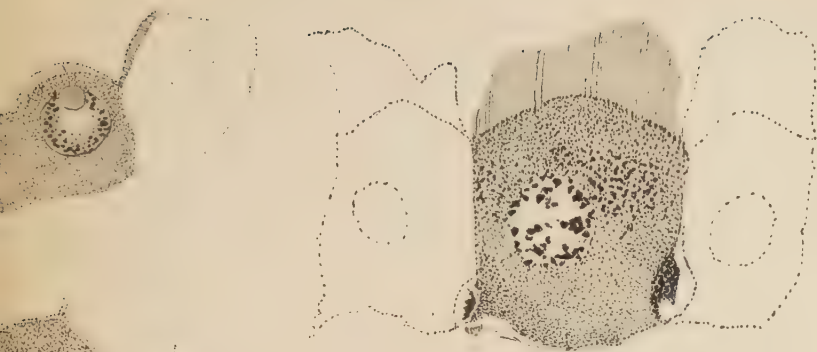
8.

7.



De Boissezon, del.

5.



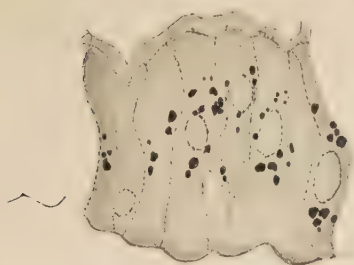
6.



9.



11.



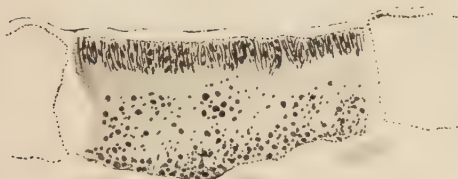
12.



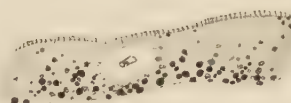
13.



14.



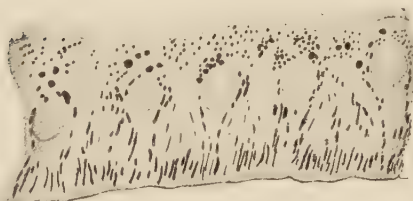
15.



16.



17.



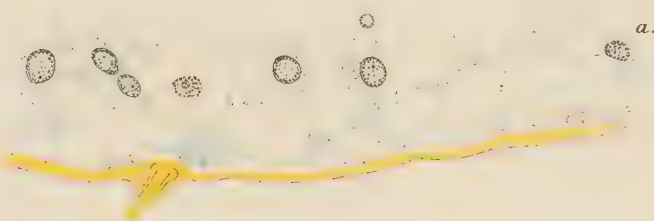
18.



De Boissezon, del.

HISTOPHYSIOLOGIE DE CULEX PIFIENS

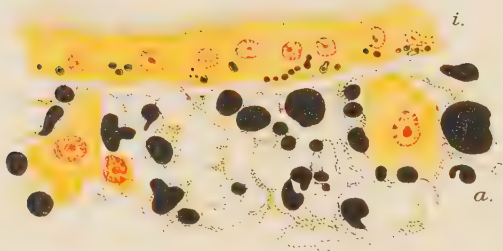
21.



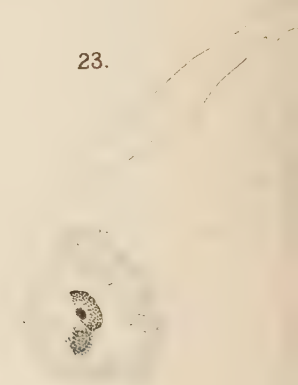
19.



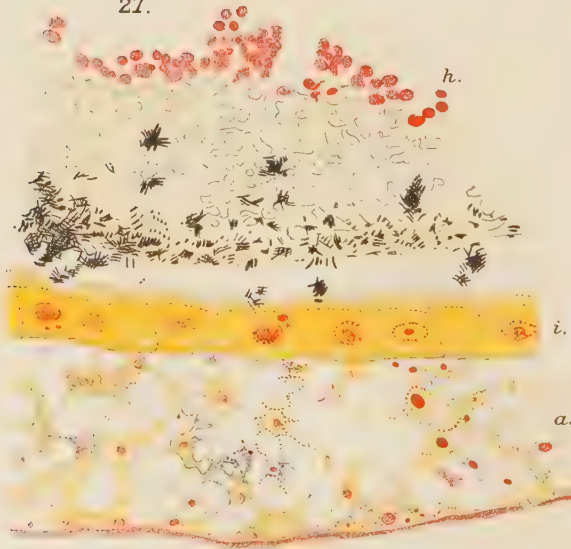
26.



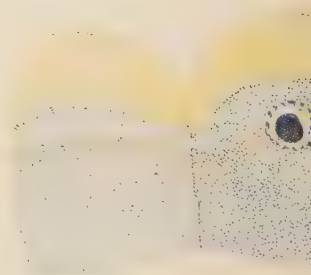
23.



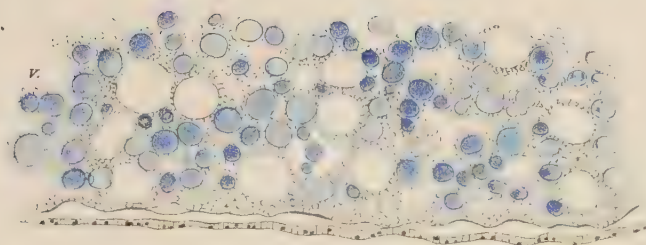
27.



24.



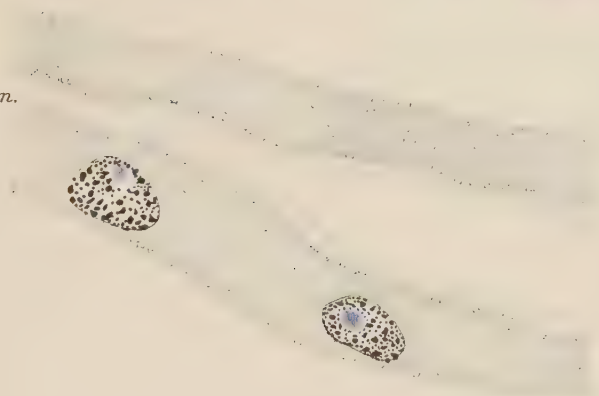
22.



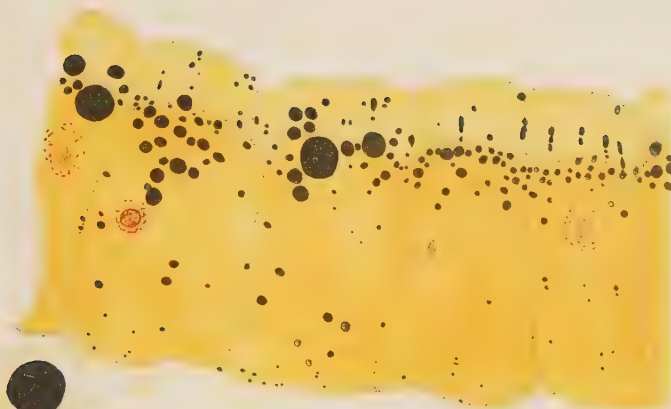
20.

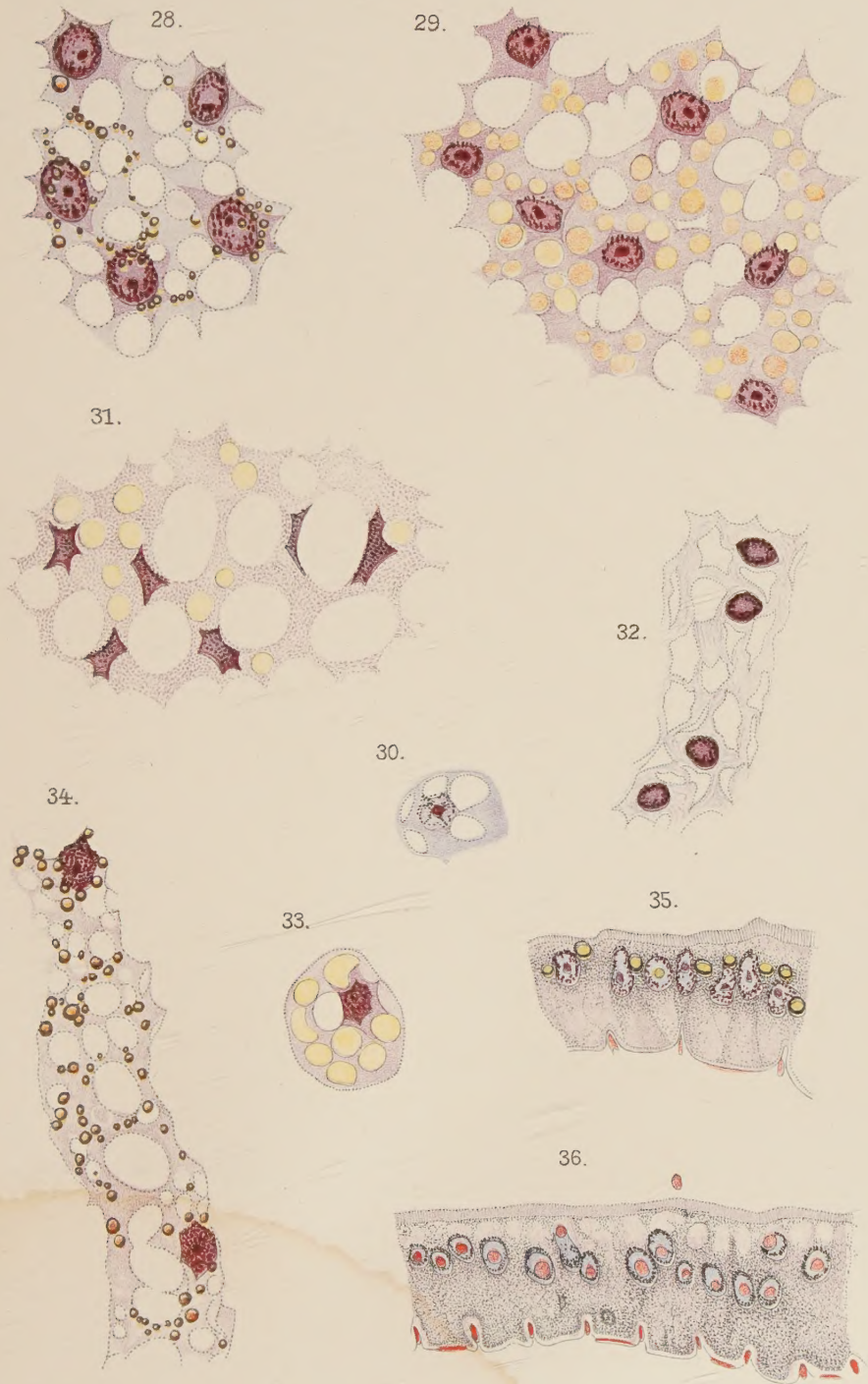


t.m.



25.





de Boissezon pinx.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

